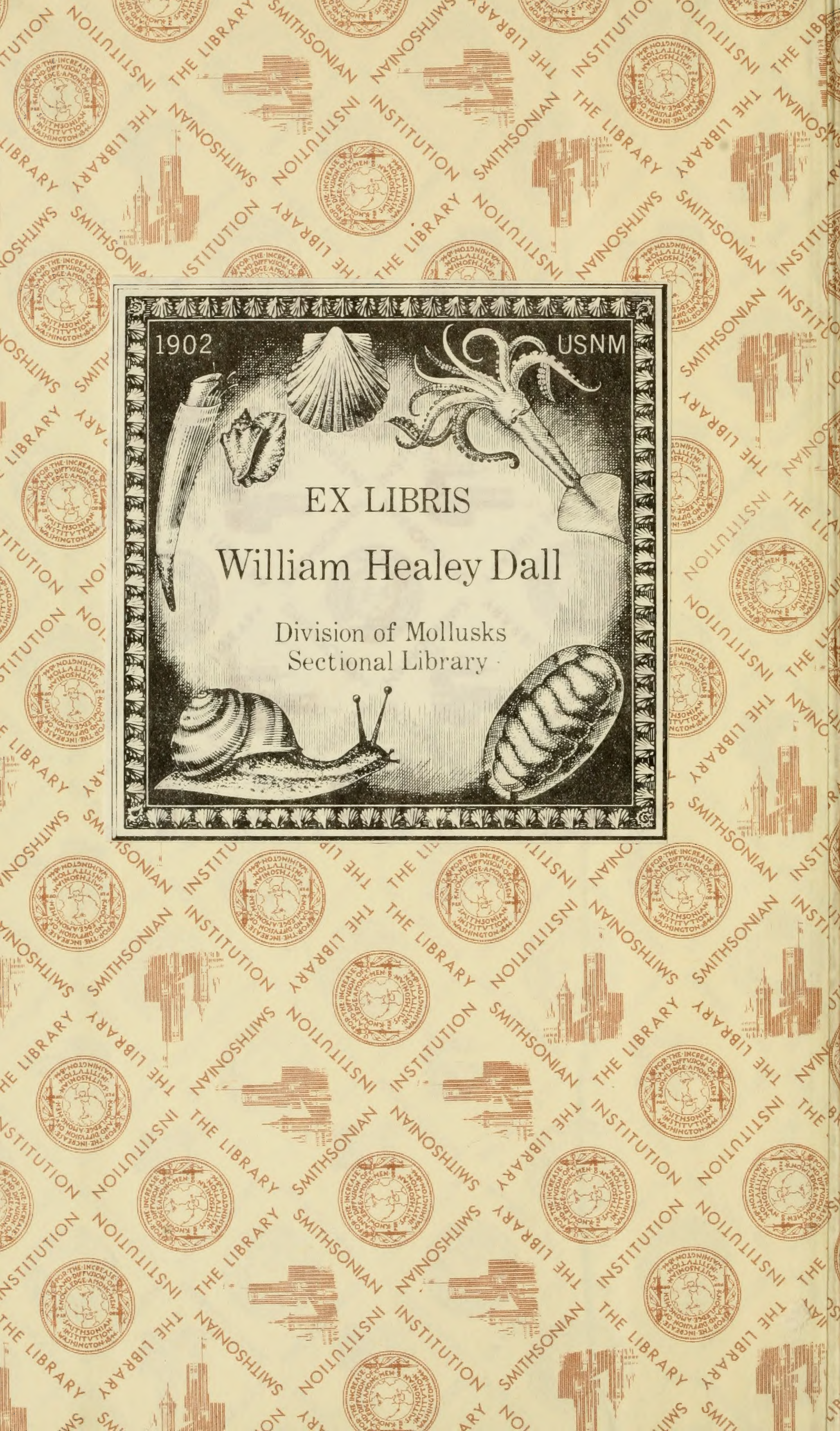

1902
USNM
EX LIBRIS
William Healey Dall
Division of Mollusks
Sectional Library


SMITHSONIAN INSTITUTION
THE LIBRARY
FOR THE INCREASE AND DIFFUSION OF KNOWLEDGE AMONG MEN
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON 1846

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

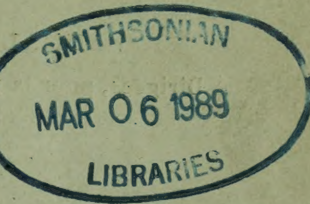
COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

EXTRAIT



Anthony, R.
Influence de la fixation, &c.

PARIS
1905
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain (6e)

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume.................... **15** fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	*(Rare).*
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes..............................		330 fr.

SÉRIE A, N° 497
N° D'ORDRE : 1210

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

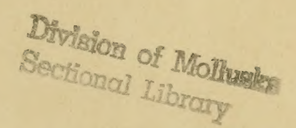
POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

R. ANTHONY

DOCTEUR EN MÉDECINE,
PRÉPARATEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE,
LAURÉAT DE L'INSTITUT



1re THÈSE. — INFLUENCE DE LA FIXATION PLEUROTHÉTIQUE SUR LA MORPHOLOGIE DES MOLLUSQUES ACÉPHALES DIMYAIRES.

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le juin 1905 devant la Commission d'examen.

MM. GIARD .... *Président.*
HAUG.................. } *Examinateurs.*
MATRUCHOT.......... }

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1905

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

	MM.	
Doyen	P. APPELL	Mécanique rationnelle.
Doyen honoraire	G. DARBOUX, *Profes.*	Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires	L. TROOST.	
	Ch. WOLF.	
Professeurs	LIPPMANN	Physique.
	BOUTY	Physique.
	BOUSSINESQ	Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
	Yves DELAGE	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	G. BONNIER	Botanique
	DASTRE	Physiologie.
	DITTE	Chimie.
	GIARD	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	KŒNIGS	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN	Géographie physique.
	GOURSAT	Calcul différentiel et calcul intégral.
	CHATIN	Histologie.
	PELLAT	Physique.
	HALLER	Chimie organique.
	H. MOISSAN	Chimie.
	JOANNIS	Chimie (Enseignt P. C. N.)
	JANET	Physique — —
	WALLERANT	Minéralogie.
	ANDOYER	Astronomie physique.
	PAINLEVÉ	Mathématiques générales.
	HAUG	Géologie.
	P. CURIE	Physique.
	TANNERY	Calcul différentiel et calcul intégral.
	RAFFY	Application de l'Analyse à la Géométrie.
	HOUSSAY	Zoologie.
	N	Chimie biologique.
	N	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
Professeurs adjoints	PUISEUX	Mécanique et Astronomie.
	RIBAN	Chimie analytique.
	LEDUC	Physique.
	HADAMARD	Calcul différentiel et calcul intégral.
	MATRUCHOT	Botanique.
	MICHEL	Minéralogie.
	DAGUILLON	Botanique.
	BOUVEAULT	Chimie organique.
	BOREL	Théorie des fonctions.
Secrétaire	A. GUILLET	

A LA MÉMOIRE DE MON MAITRE

E. J. MAREY

A M. LE PROFESSEUR

EDM. PERRIER

DIRECTEUR DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

INFLUENCE DE LA FIXATION PLEUROTHÉTIQUE

SUR LA

MORPHOLOGIE DES MOLLUSQUES

ACÉPHALES DIMYAIRES

Par R. ANTHONY.

INTRODUCTION

Sans doute la Morphologie (avec ses subdivisions, Morphologie externe, Anatomie, Histologie), l'Embryogénie et la Physiologie ont par elles-mêmes un grand intérêt; toutefois, l'étude des formes, des processus de développement et des fonctions ne fournit en somme que des matériaux dont la synthèse permet l'explication des formes animales et l'établissement des lois qui les régissent. On supposait déjà depuis Lamarck, et de nombreux travaux ont contribué après lui à l'établir d'une façon qui semble définitive, que ce sont les causes matérielles, mécaniques, physiques ou chimiques qui, agissant sur les organismes et les organes au cours de leur développement, déterminent la forme adulte. La Morphogénie est précisément cette science qui s'occupe de rechercher les causes matérielles des dispositions morphologiques.

Ses moyens d'investigation sont, comme pour les autres sciences, la méthode d'observation et la méthode expérimentale.

En observant simplement les faits de développement, on peut en effet arriver à surprendre les causes morphogéniques sur le

fait pour ainsi dire, parvenir, comme je l'ai montré pour les Tridacnes, à suivre la progression des changements de forme sous l'action continue de la pesanteur, par exemple, sur un organisme en voie de croissance : c'est le mode d'investigation qui a été jusqu'à ce jour le plus employé par les morphogénistes ; il le sera souvent au cours de ce travail.

Lorsque la succession des faits embryogéniques ne peut être constatée, on peut encore par l'observation simple des faits morphologiques chez l'adulte, arriver, dans une certaine mesure, à découvrir les causes morphogéniques. Soit par exemple une série d'animaux qui, appartenant à des phylums très différents, vivent et se développent dans des conditions analogues ; s'ils possèdent un certain nombre de caractères communs, on pourra induire que ces caractères sont en relation avec ces conditions d'existence communes et saisir ainsi la nature de ces rapports, c'est-à-dire les causes déterminantes de ces caractères. J'aurai souvent recours à cette méthode comparative, surtout pour les cas où il m'aura été difficile de suivre le développement. On conçoit d'ailleurs, sans qu'il soit besoin d'y insister, combien l'observation des faits morphologiques seule est inférieure à l'étude du développement au point de vue de la valeur des hypothèses formulées.

En Morphogénie, comme partout ailleurs, la méthode d'observation ne peut suffire ; elle a besoin du contrôle de la méthode expérimentale. On change au cours du développement les conditions d'existence d'un organisme et, l'âge adulte une fois atteint, on recherche quelles ont été les modifications morphologiques corrélatives aux changements provoqués dans la marche du développement.

Rappellerai-je que la voie morphogénique n'est pas nouvelle, et que nombreux sont les auteurs qui s'y sont déjà engagés? Sans remonter à Lamarck, qui l'un des premiers a tenté d'expliquer rationnellement les formes vivantes, il est indispensable de citer dans cet ordre d'idées et plus près de nous, l'École néo-lamarckienne d'Amérique avec Cope, Osborn et tant d'autres, l'École allemande de Roux dont les travaux sont connus de tous. En France, les recherches morphogéniques retrouvent actuellement, auprès de nombreux savants, l'accueil favorable

qui, depuis plusieurs années, n'a cessé de leur être réservé à l'étranger.

Au point de vue plus spécial de l'application de la méthode expérimentale à la Morphogénie, on ne peut passer sous silence les travaux de Fick, un véritable précurseur qui, dès 1857, étudiait expérimentalement à l'Université de Marburg, la genèse de la forme du crâne et plus généralement des os. Quant aux travaux de mon regretté maître E.-J. Marey, ils sont aujourd'hui devenus classiques.

J'omets volontairement bien des noms que, dans une étude bibliographique de la question, on ne pourrait se dispenser de citer. Je veux montrer simplement que ce genre de recherches est loin d'être nouveau, que les meilleurs esprits, ceux qui se sont montrés le plus positifs et le plus ennemis des spéculations métaphysiques, n'ont pas craint de s'y adonner.

Les auteurs de l'École de Roux semblent s'être bornés dans la plupart des cas à l'étude morphogénique de la différenciation et de la tectologie des blastomères. On ne saurait nier cependant, et les morphogénistes américains l'ont bien compris, que l'évolution ontogénique de l'individu et de ses organes ait aussi son intérêt à ce point de vue. Mais il importe alors d'en faire une étude vraiment cinématique, en y comprenant toute la succession des changements qui se produisent dans l'organisme pendant son existence, aussi bien pendant sa croissance que pendant sa décrépitude. Ainsi définie, l'ontogénie est, on le conçoit, plus variée suivant les différents animaux ; elle sort des limites trop restreintes qu'on lui assignait naguère et embrasse les différents stades morphologiques par lesquels un individu passe depuis la fécondation de l'œuf jusqu'à la mort par sénilité.

Ce qui a plus spécialement attiré mon attention au point de vue morphogénique, ce sont précisément les stades de développement qui se succèdent depuis l'établissement de la vie libre, ceux pendant lesquels l'animal est soumis aux causes extérieures les plus nombreuses et les plus variées, ceux pendant lesquels il acquiert véritablement ses caractères particuliers.

J'ai voulu que dans ce mémoire les descriptions des dispositions morphologiques soient autant que possible suivies de leurs explications rationnelles. Cet essai d'interprétations a été l'idée

directrice de ce travail, et, les faits ne doivent-ils pas être considérés surtout en vue de l'explication qui peut en ressortir et des généralisations auxquelles ils conduisent?

J'aurais tout naturellement voulu employer pour ces recherches de Morphogénie, comme je l'ai d'ailleurs fait déjà à l'occasion d'autres études analogues sur les Mammifères (1), non seulement la méthode d'observation mais aussi la méthode expérimentale. Mais les expériences de Morphogénie sont malheureusement à très longue échéance, en raison de l'obligation où l'on est d'attendre l'âge adulte pour constater les résultats obtenus d'une expérience faite sur l'animal jeune (et l'on sait combien lente est la croissance des Acéphales). Celles que j'ai entreprises sur ces animaux sont donc encore actuellement en cours : des mémoires ultérieurs seront consacrés à l'exposé de leurs résultats.

Bref, ce mémoire contiendra trois sortes de résultats : d'abord des faits positifs qui n'avaient pas encore été mis en lumière concernant la Morphologie, l'Embryogénie et la Physiologie des animaux dont je me suis occupé ; ils ont leur importance en eux-mêmes. En second lieu, au point de vue morphogénique, des tentatives d'explications rationnelles. En troisième lieu, enfin, les indications qui en découlent au point de vue des affinités.

Certains naturalistes purement descripteurs ne voudront peut-être retenir parmi mes résultats que les faits positifs, sous le prétexte que l'on ne peut savoir comment et sous l'influence de quelles causes se sont constituées les formes animales, et que l'on ne peut faire à ce sujet que des hypothèses. Il serait superflu de défendre ici la valeur et l'importance de l'hypothèse comme moyen de recherche et d'insister sur les différences fondamentales qui existent entre les vues *a priori* et les hypothèses destinées à relier les faits d'une façon d'ailleurs toujours provisoire. Celles-ci, même fausses, ont souvent conduit à des recherches intéressantes, à l'établissement de données positives

(1) Je fais ici allusion à mes travaux sur la Morphogénie du crâne et l'origine des tendons, parus en 1902-1903-1904, dans les *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, les *Comptes rendus de la Société de Biologie*, le *Journal de Physiologie et de Pathologie générales*, le *Bulletin de la Société d'Anthropologie*, etc.

que la connaissance des faits seuls n'aurait jamais pu permettre de découvrir. Dans le cas spécial de la Morphogénie en suivant les stades de développement et en appliquant la méthode expérimentale, on peut d'ailleurs donner aux hypothèses le maximum de probabilité.

Néanmoins, probabilité n'est pas certitude, et, c'est sous ces réserves expresses que se présentent les conclusions formulées ici relativement à la Morphogénie et aux affinités naturelles.

Avant d'aborder le sujet de ce mémoire, il est de mon devoir de témoigner ici de toute ma reconnaissance à l'égard de mes maîtres, MM. les professeurs Marey et Edm. Perrier, sous les auspices desquels j'ai accompli mes derniers travaux.

Je dois également exprimer à M. le professeur Giard, ma plus vive gratitude pour les conseils et les encouragements qu'il ne m'a point ménagés au cours de mes recherches.

R. A.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

I

But de ce mémoire.

Je me suis proposé dans ce mémoire de faire une étude aussi complète que possible, étant donnés les matériaux que j'avais à ma disposition, des caractères d'adaptation et de convergence des Mollusques Acéphales dimyaires actuels fixés en position pleurothétique. Leur connaissance, restée jusqu'ici très imparfaite, pourra peut-être aider à mieux comprendre les formes fossiles, les Rudistes par exemple, sur lesquels les paléontologistes ont tant discuté et discutent encore. Dans la catégorie des Dimyaires pleurothétiques fixés peuvent être groupées un certain nombre de formes à affinités familiales différentes et dont l'énumération sera donnée plus loin.

Mon intention eût été de traiter en même temps et d'une façon également complète, de leur morphologie, de leur embryogénie et de leur physiologie, mais je n'ai malheureusement pu me procurer pour la troisième partie de cette étude qu'une quantité bien restreinte de documents.

J'ai fait en sorte que ce mémoire contienne dans leurs grandes lignes les monographies des types dont je me suis occupé ; mais désirant conserver l'orientation générale que j'ai essayé de donner à mes travaux antérieurs, je n'ai pas voulu me borner aux simples constatations de faits morphologiques, embryolo-

giques ou physiologiques, ni donner une trop grande place à ceux de ces faits qui, n'étant pas particuliers aux animaux dont je m'occupe, ne pouvaient avoir en raison de leur généralité que peu d'intérêt au point de vue de l'explication possible de leurs formes, et me paraissaient au contraire de nature à compliquer l'idée d'ensemble que l'on peut s'en faire.

J'ai voulu, en un mot, leur appliquer les méthodes de recherches de la morphogénie, c'est-à-dire, par les procédés ci-dessus indiqués, essayer de me rendre compte des facteurs déterminants possibles de leurs formes et, de par le fait que j'étudiais l'influence des causes mécaniques sur la morphologie, j'ai naturellement été amené à saisir un grand nombre de ces faits de convergence sur lesquels A. Giard (04) a été l'un des premiers à attirer l'attention.

A ce propos il m'a semblé plus naturel et plus logique d'étudier l'effet d'un ensemble de causes connexes, c'est-à-dire d'un mode de vie déterminé sur des organismes d'affinités différentes, que d'examiner l'action de causes variées sur des organismes de même souche. Par cette méthode, j'ai pu mettre en évidence ces nombreux faits de convergence, qui prouveraient déjà par eux-mêmes, l'efficacité réelle des causes matérielles en morphogénie. Les résultats que m'aurait donnés l'autre méthode eussent été moins intéressants et surtout moins frappants. C'est cette considération qui explique que j'aie choisi comme groupe spécial d'étude les Dimyaires fixés en position pleurothétique, de préférence aux *Cardiidæ* ou aux *Cyrenidæ* par exemple, qui constituent des familles naturelles, dont les divers éléments sont adaptés suivant différents sens.

Dans le deuxième chapitre de ce mémoire, je donnerai un certain groupement des Mollusques Acéphales dont la signification exacte a besoin d'être nettement précisée.

L'on a souvent dit, et avec raison, que l'idéal pour toute classification systématique serait d'être un arbre généalogique parfait. Inutile d'ajouter qu'il est vraisemblable que cet idéal ne sera jamais atteint, en raison de l'insuffisance des documents embryologiques et surtout paléontologiques qui sont à notre disposition ; néanmoins il est entendu que tous nos efforts

doivent y tendre. Pour se rapprocher autant que possible de ce but, il est évident qu'une classification doit être basée sur ceux des caractères morphologiques qui mettent le mieux en relief les rapports de parenté ou phylogéniques. Or, quels sont les caractères qui mettent le mieux en relief les rapports phylogéniques, si ce ne sont ceux qui ont le moins varié au cours des générations, ceux qui, par conséquent, ont le moins subi l'action modificatrice des causes morphogéniques? Chez les animaux, d'une façon générale, les organes de mouvement ou de soutien, les muscles et les différentes pièces squelettiques sont, on le sait, ceux qui possèdent la plus grande plasticité ; leurs caractères ne doivent donc pas être choisis pour servir de base aux classifications systématiques.

Pour le cas particulier des Mollusques Acéphales, de toutes les nombreuses classifications proposées, celle qui découle des recherches de Pelseneer et de Ménégaux (1), basée sur la structure de la branchie, paraît être de beaucoup la préférable, en ce sens que c'est elle qui semble rendre le mieux compte des affinités familiales des diverses formes. Je l'admettrai donc d'une façon générale dans ce travail : je reconnais d'ailleurs qu'il convient toujours, pour l'établissement d'une classification phylogénique, de tenir compte, si possible, de tous les caractères sans exception, tout en attribuant à chacun d'eux une valeur d'autant plus grande qu'il est moins variable.

De ceci il résulte, qu'il n'est pas juste de croire que les classifications doivent être basées sur les caractères les plus importants au point de vue vital : des organes ou des systèmes essentiels au fonctionnement de la vie, peuvent être très plastiques, très profondément modifiables par les causes extérieures, et, on arriverait ainsi à rapprocher par le fait de leurs convergences des animaux très éloignés au point de vue de leur origine.

A côté de ces classifications à signification phylogénique et en dehors d'elles, ne peut-on admettre sans tomber pour cela

(1) Il est évident que le principe de toutes les classifications des Acéphales basées sur les caractères des dents de la charnière ou des impressions musculaires, et qui sont si commodes pour les paléontologistes, ne peut être admis au point de vue zoologique.

dans l'erreur de d'Orbigny (52) qui divisa les Acéphales en Orthoconques et en Pleuroconques, qu'il est intéressant de constituer des groupements animaux pour l'établissement desquels on se basera non plus sur les caractères les moins variables, mais tout au contraire sur ceux qui possèdent la plus grande variabilité. De par le fait même de leur origine, les groupements ainsi obtenus n'auront en eux aucune signification phylogénique et aucune valeur au point de vue de la systématique rationnelle. Bien plus, ils en seront exactement l'antipode (1). En effet, à l'encontre des classifications vraies qui placent au premier plan les caractères familiaux, ils mettront en relief les caractères de convergence, et, alors que les premières réunissent des individus de même souche et à adaptations différentes, les deuxièmes rapprocheront des individus de différentes souches présentant, par le fait de l'action des mêmes causes extérieures, des caractères identiques.

C'est un groupement du genre de ces derniers que j'ai essayé de faire, bien loin de vouloir par conséquent présenter une nouvelle classification systématique des Acéphales. Prenant les choses à un point de vue tout autre que mes prédécesseurs dans l'étude de ces animaux, je n'ai pas cherché à mettre en relief les caractères de parenté, mais surtout ceux de convergence; j'ai essayé de montrer comment des types de souches très différentes pouvaient, placés dans les mêmes conditions, soumis aux mêmes agents morphogéniques, arriver à se ressembler, et, pour un groupe de ces types convergents, les Dimyaires, fixés en position pleurothétique, j'ai poussé dans ses détails l'étude de ces analogies.

II

Division du sujet.

Le plan de ce mémoire sera le suivant :

D'abord j'ai cru devoir, ainsi qu'on l'a vu, le faire précéder

(1) Néanmoins, comme on le verra par la suite, ils permettent souvent d'arriver indirectement à des notions importantes sur les affinités.

d'une introduction, dans laquelle il m'a paru nécessaire d'exposer l'idée générale directrice de mes travaux, ce qu'il faut entendre par la Morphogénie, son objet, ses méthodes.

Après avoir précisé le but que je me proposais de remplir, j'indique ensuite la provenance des matériaux que j'ai utilisés et les méthodes, tant générales que spéciales, que j'ai employées, aussi bien pour mes recherches de Morphologie, d'Embryogénie et de Physiologie, que pour celles de Morphogénie.

Ces préliminaires posés, je passe en revue dans le cinquième chapitre les différents types de constitution des Mollusques Acéphales, en rapport avec leurs conditions d'existence et leurs attitudes. J'ai donné à ce chapitre le nom d'*Introduction à l'étude générale de la morphogénie des Mollusques Acéphales*. Il m'a paru très important et a nécessité beaucoup de travail, de recherche de tout ordre (anatomie proprement dite, histologie, physiologie, embryogénie, examen *in situ* des animaux). C'est dans ce chapitre qu'est exposé le groupement des formes convergentes dont il vient d'être question. Une fois ce travail, que l'on peut appeler en quelque sorte un travail de mise au point, accompli, il ne me restera qu'à choisir parmi tous les types énumérés un groupe de formes convergentes me paraissant plus intéressantes que d'autres à étudier en détails; je me réserve d'ailleurs ultérieurement de faire la même étude sur les autres groupes, dans l'espoir, un peu trop ambitieux peut-être, d'arriver à constituer ainsi un essai de morphologie et de morphogénie générale et rationnelle de tous les Acéphales.

Mon choix s'est fixé sur les Dimyaires fixés en position pleurothétique, pour des raisons qui seront expliquées ultérieurement. Leur étude fait l'objet de la deuxième partie de ce travail que j'ai divisée en autant de chapitres, inégaux d'ailleurs, que le groupe comprend de familles naturelles. Dans un dernier chapitre, j'indiquerai les déductions qu'on peut tirer de ces études relativement à l'explication des Dimyaires fossiles fixés en position pleurothétique.

Ce dernier chapitre sera suivi des conclusions qui seront relatives aux Dimyaires fixés en position pleurothétique seule-

ment; le chapitre II de la Ire partie ne comporte pas en effet de conclusions spéciales, par le fait qu'il est lui-même un résumé des résultats obtenus dans les recherches que je poursuis depuis cinq années sur les Mollusques Acéphales en général.

III

Matériaux utilisés.

Les matériaux que j'ai utilisés pour cette étude, entreprise au début de l'année 1899, proviennent des établissements suivants : 1° Muséum d'histoire naturelle de Paris (laboratoire d'Anatomie comparée et de Malacologie, où je me suis procuré les formes actuelles, coquilles sèches et parties molles; laboratoire de Paléontologie dont la collection m'a servi pour l'étude de quelques formes fossiles); 2° École Nationale des Mines (laboratoire de Paléontologie où se trouve, je crois, une des plus belles collections de Rudistes du monde que j'ai largement mise à contribution); 3° Faculté des sciences de Paris (laboratoire de Géologie); 4° Faculté des sciences de Grenoble (laboratoire de Géologie où j'ai spécialement étudié les formes enroulées de la fin du Jurassique et du Crétacé inférieur telles que *Diceras*, *Requienia*, *Toucasia*, etc.).

Toutes mes recherches de Physiologie ont été accomplies à la Station physiologique du Collège de France à Boulogne-sur-Seine, où, depuis 1899, j'ai été le collaborateur de mon regretté maître le professeur E.-J. Marey.

Plusieurs laboratoires maritimes de Zoologie ont mis soit leurs matériaux, soit même leurs locaux à ma disposition; ce sont ceux de Saint-Waast-la-Hougue (chaire d'Anatomie comparée du Muséum d'histoire naturelle de Paris) où j'ai fait quelques expériences de physiologie qui ne pouvaient être faites à la Station physiologique du Collège de France; du Portel (chaire de Zoologie de la Faculté des sciences de Lille), de Banyuls (chaire d'Anatomie comparée de la Faculté des sciences de Paris). Dans les deux premiers de ces laboratoires, j'ai

rassemblé moi-même de nombreux matériaux et fait de nombreuses observations éthologiques.

En dehors de ces laboratoires, j'ai aussi recueilli d'importants objets d'étude en Bretagne (Finistère), sur les côtes de la baie de Douarnenez, depuis Douarnenez jusqu'à Morgat (c'est là où j'ai fait toutes mes observations sur les Moules dites de roches) et à l'embouchure de l'Aulne et de la rivière du Faou.

Enfin, j'ai utilisé plusieurs collections particulières que MM. Dautzenberg et Bonnet ont aimablement mis à ma disposition.

J'exprime ici toute ma gratitude aux directeurs des différents laboratoires dont je viens de citer les noms, pour l'amabilité avec laquelle ils ont bien voulu mettre leurs matériaux d'étude et leurs collections à ma disposition ; je dois une reconnaissance toute particulière à M. le professeur Douvillé, de l'École Nationale des Mines, dont la compétence est si connue relativement aux Rudistes, pour toutes les facilités de travail et les précieux conseils qu'il m'a donnés.

J'adresse également mes remerciements les plus vifs à M. Ch. Gravier, qui m'a procuré et a même récolté exprès pour moi, au cours de sa mission dans le golfe de Tadjourah, les nombreux exemplaires de Tridacnes et de Chames qui m'ont permis de mener à bien mon travail, et à MM. Chevalier et Decorse auxquels je dois de nombreux exemplaires d'Ethéries provenant de leur mission dans l'Afrique équatoriale. C'est de ces mêmes explorateurs que je tiens aussi en grande partie les renseignements précis que je donnerai ultérieurement sur le mode de vie des Tridacnes, des Chames et des Æthéries.

IV

Exposé des procédés de recherches.

Les recherches que j'ai accomplies peuvent être divisées en quatre catégories :

α. Des recherches morphologiques ;

β. Des recherches embryogéniques ;

γ. Des recherches physiologiques ;

δ. Des recherches morphogéniques.

Je vais indiquer ici les procédés que j'ai employés dans ces divers ordres de recherches, pour ne point avoir à y revenir lorsqu'il sera question des résultats.

α. *Procédés de recherches morphologiques.* — Sous le nom de recherches morphologiques, je comprends évidemment non seulement les recherches de morphologie extérieure, mais aussi celles d'anatomie et d'histologie que j'ai dû faire.

Pour la morphologie extérieure, il m'a suffi le plus souvent d'observer les formes soit de la coquille, soit des différents organes visibles sans dissection préalable. Toutefois dans bien des cas l'observation pure et simple a été insuffisante à me renseigner. Certains détails, comme, par exemple, ceux de la surface interne de la coquille, m'apparaissaient d'une façon insuffisamment nette et il m'était difficile de me rendre compte de leur valeur. Pour les mettre en évidence et les comprendre, j'ai dû confectionner soit en plâtre, soit en cire ou en gélatine, des moules internes ; pour les formes fossiles je me suis servi des moules internes naturels, lorsque j'ai pu m'en procurer. Sur ces moules internes, artificiels ou naturels, j'ai pu, comme sur la coquille elle-même, et plus facilement, prendre des mesures, faire des sections souvent très instructives au point de vue des conséquences morphogéniques à tirer (Voyez Tridacnes et Hippopus).

De même, pour étudier la cavité palléale dont la forme change dans une si grande mesure avec les différentes adaptations, et ses nombreux replis, j'ai dû employer encore la méthode des moulages soit au plâtre, à la cire ou à la gélatine. J'ai appliqué plus spécialement cette méthode à l'étude de la cavité palléale, si compliquée chez les *Tridacnidæ*, et c'est grâce à elle que j'ai pu aussi étudier en détail la forme de la même cavité palléale chez les Moules et les Modioles, par exemple, ainsi que chez les Mytilimorphes des différents phylums.

Tous ces moulages peuvent s'accomplir suivant les procédés ordinaires connus de tous ; toutefois, il me semble intéressant

d'indiquer ici la façon dont je m'y suis pris pour obtenir le moulage de la cavité palléale des *Mytilus* et des formes voisines, opération qui nécessite l'emploi d'une technique un peu spéciale. Je commence par choisir un animal bien vivant ; à l'aide d'une vrille d'ouvrier en métaux, je perfore de deux trous l'une des valves de la coquille en ayant soin de pratiquer les perforations à une certaine distance de la masse viscérale ou du muscle adducteur postérieur ; puis après avoir déchiré le manteau au fond des orifices à l'aide d'un instrument quelconque, une aiguille lancéolée par exemple, je plonge l'animal dans un liquide fixateur où je le laisse seulement quelques minutes, dans le seul but de le faire mourir en contraction ; après un lavage rapide à l'eau courante, je lui lie solidement les valves à l'aide d'un fil afin de les maintenir coaptées (Voy. fig. 1). Cela fait, j'entoure de plâtre la coquille en ayant soin de laisser libre les deux orifices précités. A l'aide d'un petit cornet de papier jouant le rôle d'entonnoir, je verse très lentement — en ayant soin, afin d'éviter la formation de bulles, d'imprimer de temps en temps à la coquille de petites secousses, — du plâtre très liquide, de la cire fondue ou de la gélatine par l'un des orifices, et, je continue cette opération jusqu'à ce que la masse du moulage apparaisse par l'autre ; je bouche alors ce dernier avec de la cire à modeler et je verse par le trou d'entrée un léger excès de masse. Après une attente de quelques heures, je brise la chape entourant la coquille et détruis cette dernière ainsi que les parties molles de l'animal à l'acide azotique fumant, par exemple s'il s'agit de plâtre; il ne me reste plus alors que le moulage interne de la cavité palléale. Les quelques détails que je donne sur la technique de cette opération un peu délicate m'ont paru utiles à consigner ; pour d'autres cas spé-

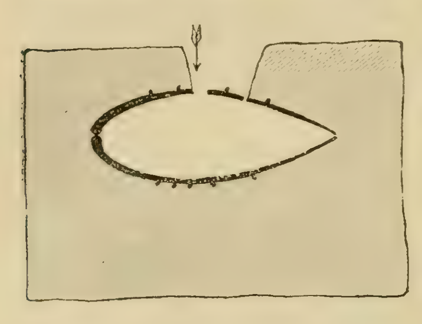


Fig. 1. — Schéma destiné à montrer la façon dont on peut mouler la cavité palléale d'un Acéphale. Les grisailles indiquent la chape de plâtre contenant l'animal dont les valves sont maintenues coaptées à l'aide d'un fil. La flèche indique l'orifice par lequel on verse le plâtre ou la gélatine.

ciaux je me suis inspiré des circonstances et il pourrait paraître superflu d'insister davantage sur cette question.

Dans beaucoup de cas et aussi souvent que je l'ai pu, à propos des *Tapes* notamment, j'ai suppléé à l'insuffisance de l'observation visuelle pure et simple qui ne donne souvent que des à peu près, par des mensurations précises et exactes faites suivant les règles ordinaires de la biométrie.

Pour l'utilisation de mes chiffres, je me suis naturellement conformé aux méthodes rationnelles employées en statistique, faisant tantôt des moyennes, tantôt des sériations.

Au point de vue anatomique, j'ai employé les deux méthodes connues : la dissection que pour les petits sujets je pratiquais à la loupe binoculaire de Zeiss, et la méthode des coupes que je faisais tantôt sans inclusion préalable sur des animaux durcis à l'alcool formolé.

Alcool à 70°...............................	1000
Aldéhyde formique......................	40

(Gros animaux comme les Tridacnidés et les *Pinna*) (1), tantôt après inclusion à la paraffine ou au collodion pour les animaux de plus petite taille. Les coupes d'animaux durcis à l'alcool formolé étaient effectuées comme de juste à main levée ; celles après inclusion étaient faites les premières de préférence au microtome parallèle de Minot, les secondes à un microtome à glissement quelconque. Les coupes après durcissement à l'alcool formolé pouvaient être, en raison de leur grande taille et de leur épaisseur, examinées à l'œil nu ; l'examen de celles au collodion et à la paraffine nécessitait toujours l'emploi d'un microscope à faible grossissement ou d'une loupe très forte.

Le collodion m'a paru pour l'étude de l'anatomie microscopique topographique, souvent préférable à la paraffine parce qu'il permet l'inclusion d'animaux plus considérables que cette dernière et modifie peut-être moins les formes et les rapports des parties. Le fait qu'il ne permet pas de faire des coupes aussi

(1) J'ai conservé, pour les collections d'Anatomie comparée du Muséum, un certain nombre de ces coupes. De très grandes Pinna m'ont été très aimablement procurées dans ce but par mon ami M. Boutin, pharmacien-major à l'hôpital militaire de Bizerte.

minces que la paraffine ne constituait pas pour mon cas particulier un gros inconvénient.

Avant l'inclusion je pratiquais le plus souvent la coloration en masse au carmin boracique; lorsque je colorais les coupes une fois faites et que j'avais affaire à de très petits animaux, j'employais presque constamment l'hématoxyline ou le bleu de méthylène comme colorants nucléaires, l'éosine comme colorant plasmatique, vieux procédés extrêmement simples, insuffisamment précis peut-être pour qui veut faire de la fine cytologie, mais qui, de tous ceux que j'ai expérimentés, m'ont semblé donner encore le meilleur résultat pour le but auquel je visais.

L'emploi des coupes m'a donné de très bons résultats et elle complète très utilement, à mon sens, *même pour les très gros animaux*, les renseignements que la dissection donne, en ce sens, qu'à l'encontre de cette dernière, elle ne change pas les rapports des organes les uns avec les autres, rapports utiles à connaître d'une façon très exacte, en raison des conclusions que l'on peut en tirer au point de vue morphogénique. Pelseneer (91) et Kellog (92) avant moi ont d'ailleurs employé avec succès et préconisé cette méthode pour l'étude des mêmes animaux.

Parmi les coupes que j'ai effectuées, il en est une, la coupe sagittale passant entre les deux valves, qui m'a paru particulièrement instructive, je la donnerai souvent au cours de ce travail, et, c'est par elle que je schématiserai, en quelque sorte, l'ensemble de l'organisation d'un Acéphale.

J'ai fait pour les galeries d'Anatomie comparée du Muséum un grand nombre de coupes sagittales d'Acéphales qui, rapprochées les unes des autres, permettent de saisir d'un rapide coup d'œil les principaux caractères morphologiques du groupe. J'en ai représenté quelques-unes dans ce travail.

En raison du genre d'études que je poursuivais, les recherches histologiques proprement dites ne devaient dans mon travail tenir que peu de place. Il est heureux, d'ailleurs, qu'il en ait été ainsi, car, n'ayant eu le plus souvent à ma disposition que des matériaux non fixés et conservés depuis longtemps dans l'alcool souvent trop faible, il m'eût été très difficile d'obtenir, au point de vue histologique, des bons résultats satisfaisant.

Comme pour l'anatomie microscopique, j'ai généralement employé pour mes recherches histologiques les méthodes des coupes à la paraffine et au collodion. Cette dernière surtout m'a, pour les cas où j'opérais sur des matériaux mal fixés, comme ceux que l'on trouve le plus souvent dans les collections lorsque l'on s'adresse à des animaux rares, rendu de réels services.

Au point de vue histologique j'ai plus particulièrement examiné la structure des muscles adducteurs, sur laquelle j'ai fait paraître, en 1903, une note générale dans le *Bulletin de la Société Philomathique*, et pour l'étude que j'ai faite de ces muscles sur les Chames et Æthéries, j'ai utilisé les matériaux recueillis et fixés par MM. Ch. Gravier, Chevalier et Decorse au cours de leurs missions. Je n'ai pas tardé à m'apercevoir que, pour cette étude spéciale, la dissociation simple me donnait des résultats supérieurs à ceux obtenus par la méthode des coupes : celles à la paraffine notamment nécessitent l'emploi d'un réactif qui, éclaircissant toutes les parties d'une façon égale, empêche de distinguer nettement, même après coloration, les parties claires des parties sombres des fibres striées. Le chloroforme employé comme éclaircissant à la place du xylol, du toluène ou de l'essence de cèdre, quoique donnant un résultat supérieur pour le but que je me proposais d'atteindre, laissait cependant encore beaucoup à désirer. J'ai donc été amené, pour cette étude des fibres musculaires, à employer presque uniquement les dissociations. Pour ces dernières j'utilisais l'action de l'acide azotique fumant à 20 p. 100 dans l'eau distillée et agissant 12 à 24 heures. J'examinais ensuite sans colorant, dans l'eau distillée légèrement additionnée d'aldéhyde formique, cette dernière substance étant destinée à rendre possible la conservation des préparations.

Pour mon étude générale de la structure des muscles adducteurs des Acéphales, j'ai toujours opéré lorsqu'il s'agissait d'animaux de nos contrées sur des portions de muscles frais, prises sur l'animal vivant et plongées directement sans fixation préalable dans l'acide azotique dilué. Pour les Dimyaires fixés en position pleurothétique (Chames et Æthéries), n'ayant eu à ma disposition que des pièces conservées dans l'alcool, après

ou sans fixation préalable, les dissociations à l'acide azotique dilué ont semblé me donner des résultats moins bons, mais j'ai toujours pu néanmoins me rendre suffisamment compte de la striation et de sa forme.

Pour conserver mes préparations je lutais à la benzine ou le sulfure de carbone caoutchouté (solution très épaisse). Je recommande en passant ce dernier procédé pour la conservation des préparations dans l'eau ou la glycérine antiseptisée : la benzine caoutchoutée est très solide, imperméable, plus propre et plus facilement maniable que la paraffine ou la cire. Elle ne fond pas aux températures extérieures et peut être employée en couche mince.

Les préparations de muscle strié d'Acéphale, et, cela est surtout important pour les muscles à striations obliques, doivent être examinées à un très fort grossissement en diaphragmant le plus possible. J'ai eu souvent recours aussi, pour les observations de ces striations musculaires, à l'emploi des objectifs à immersion; la lumière polarisée m'a rendu également des services réels.

Tout dernièrement, M. Marceau, de Besançon, à qui j'avais signalé l'intérêt que pouvait présenter l'étude détaillée, à la fois histologique et physiologique, de la striation chez les Mollusques Acéphales et qui, après moi, s'est occupé également de cette même question, m'a dit que les striations lui étaient apparues avec une grande netteté sur des coupes colorées à l'hématoxyline au fer. Bien que reconnaissant la qualité de ses résultats, il ne m'a pas semblé qu'ils soient supérieurs à ceux que j'ai obtenus par la simple dissociation. Cette dernière méthode est plus rapide, plus simple, moins artificielle et a l'avantage de permettre de voir une fibre entière avec son relief.

β. *Procédés de recherches embryogéniques.* — Les premiers stades embryologiques ne sont pas de ceux qui m'intéressent pour le but que je me suis proposé de remplir; je me suis borné à l'étude des stades avancés et plus spécialement des prodissoconques et des coquilles définitives à l'état très jeune. Dans la plupart des cas, je n'ai pu me procurer que des coquilles vides et il n'y a guère que chez les jeunes *Mytilus edulis* Linn.,

et les *Glochidium* d'Anodontes que j'ai pu observer les animaux eux-mêmes. Pour les autres, j'ai dû me contenter des coquilles provenant des sables de dragage de Saint-Waast-la-Hougue que M. Malard, chef des travaux au laboratoire maritime du Muséum, m'a procurées. Pour l'étude spéciale des formes jeunes de Chames et d'Ethéries, je me suis servi des matériaux rapportés pour moi par M. Ch. Gravier (Chames) et par MM. Chevalier et Decorse (Ethéries). De plus, sur de nombreuses coquilles de Chames et d'Ethéries appartenant aux collections de Malacologie du Museum et provenant les premières de l'Océan Indien, les secondes des fleuves d'Afrique (missions diverses), j'ai rencontré certaines formes jeunes mais déjà fixées qui m'ont permis de contrôler mes résultats déjà obtenus. Enfin M. le professeur Joubin a eu l'obligeance de mettre à ma disposition un certain nombre des jeunes coquilles recueillies par F. Bernard et qu'une mort prématurée a empêché ce dernier d'étudier. Parmi ces coquilles j'ai trouvé une valve d'une jeune Chame vraisemblablement actuelle, ce qui m'a permis encore de contrôler une fois de plus mes diagnoses. M. le professeur Douvillé enfin a bien voulu me communiquer une forme jeune très intéressante semblant être une *Dimya*.

La difficulté de pouvoir mettre un nom sur une forme jeune d'Acéphale recueillie dans des sables de dragages ou à la surface d'un polypier n'échappe à personne. Comme F. Bernard, j'y suis à peu près toujours arrivé d'une façon certaine en me basant à la fois sur l'habitat, les ressemblances avec les formes adultes et surtout, lorsque je possédais une série, sur les transitions insensibles. Enfin, sur certains exemplaires adultes bien conservés on peut apercevoir le contour et la forme des coquilles jeunes jusqu'à la prodissoconque même parfois. Il est alors facile de se baser sur ces formes et ces contours pour déterminer les jeunes exemplaires. Lorsque j'ai pu avoir de jeunes animaux munis de leurs parties molles, je les ai étudiés soit par la méthode des dissections à la loupe stéréoscopique, soit par celle des coupes après décalcification à l'acide azotique à 20 p. 100, coloration en masse au carmin boracique et inclusion au collodion ou à la paraffine ; dans d'autres cas, j'ai remplacé la coloration en masse par des colorations sur les coupes

toujours à l'hématoxyline ou au bleu de méthylène et à l'éosine. Ces deux méthodes (dissections et coupes) combinées m'ont donné de très bons résultats se complétant les uns les autres.

Pour l'étude des coquilles sèches, j'ai beaucoup emprunté à la technique de Félix Bernard, c'est-à-dire que, comme lui, je faisais à la loupe le triage des jeunes coquilles que je recueillais, à l'aide d'un fin pinceau de blaireau humecté, dans les sables ou sur les polypiers pour les jeunes Chames. Mais, pour ce travail j'ai remplacé la loupe ordinaire dont se servait F. Bernard par la loupe stéréoscopique de Zeiss qui n'existait pas au moment où il fit ses recherches et dont je ne saurais faire trop d'éloges. Je nettoyais à l'eau de Javel très diluée (1) les jeunes coquilles recueillies, puis je les examinais toujours à l'aide de ce même instrument qui m'a rendu de grands services, aussi bien pour le triage que pour l'étude, en me permettant de voir des détails qui sans son secours m'auraient peut-être échappé.

γ. *Procédés de recherches physiologiques.* — Ils ont consisté au premier chef en observations éthologiques que j'ai pratiquées comme je l'ai dit pour les animaux marins sur différents points de nos côtes françaises. Pendant mes nombreux séjours au bord de la mer, j'ai pris de nombreuses photographies d'animaux en place et l'une d'entre elles sera reproduite dans ce travail.

Malheureusement il m'a été impossible d'observer vivants et *in situ* les animaux qui précisément m'intéressaient de la façon la plus spéciale, à savoir les Dimyaires fixés en position pleurothétique. J'y ai suppléé par les renseignements très précis qui m'ont été fournis, ainsi que je l'ai dit, pour les Chames par M. Ch. Gravier, pour les Æthéries par MM. Chevalier et Decorse surtout. Avant son départ pour la mer Rouge, j'avais mis complètement M. Ch. Gravier au courant de mon travail et des recherches que je poursuivais, de telle sorte que les renseignements qu'il m'a fournis m'ont rendu presque autant de services que si je les avais recueillis moi-même. Bien plus, il m'a

(1) Il faut prendre soin de diluer extrêmement l'eau de Javel. Trop concentrée elle dissoudrait les jeunes coquilles ; lorsqu'elle est extrêmement diluée, le nettoyage est plus long mais offre toute sécurité.

rapporté, aussi souvent qu'il l'a pu, les animaux dans leur position naturelle les uns par rapport aux autres, des blocs de Chames, des bouquets de Vulselles ou de Malleus, etc. Ces matériaux et les photographies qu'il m'a communiquées ont été pour moi de la plus grande utilité au point de vue des études éthologiques.

Outre ces observations sur le mode général de vie, j'ai dû faire des recherches de physiologie spéciale.

A ce sujet se posait une question éminemment intéressante en raison des conséquences qu'elle peut avoir au point de vue morphogénique : celle du mode et plus particulièrement de la direction de l'ouverture et de la fermeture des valves chez les Acéphales.

Il s'agissait en un mot de savoir si, l'une des valves étant supposée immobile, l'autre valve s'abaissait sous l'influence de la contraction d'un ou des deux adducteurs dans le même plan que celui dans lequel elle s'était élevée sous l'influence du ligament, ou, au contraire, si au moment de la fermeture elle ne s'inclinait pas, soit en avant, soit en arrière, basculant en quelque sorte autour d'un axe dorso-ventral.

Lorsque ce mouvement de bascule est lent et très accusé on peut s'en rendre compte *de visu* comme cela a lieu pour les Myes, les Lutraires et plus encore les Pholades. Mais l'inspection seule est insuffisante quand le mouvement de bascule est rapide et peu accentué. Pour pouvoir le saisir et l'analyser j'avais d'abord pensé à employer la chronophotographie.

Pour cela sur un bloc de cire molle ou de glu marine, je disposais l'Acéphale que je voulais étudier de façon que son plan sagittal, c'est-à-dire le plan passant entre les deux valves, soit parfaitement horizontal. Souvent même sur la valve supérieure je fixais à la cire horizontalement encore et parallèlement à la charnière une petite tigelle métallique suffisamment légère pour ne pas gêner par son poids les mouvements, mais d'un diamètre suffisant cependant pour ne pas vibrer au moment de la fermeture. D'un côté, soit à l'avant, soit à l'arrière, je fixais à la valve inférieure près du bord libre immédiatement en dessous et parallèlement à la première tigelle une autre tigelle semblable. Toutes deux dépassaient la coquille de longueurs égales

(Voy. fig. 2). J'immergeais l'animal ainsi préparé dans un aquarium dont les parois strictement planes et verticales étaient faites de glaces polies ; l'animal était placé de façon que le bord libre de ses valves soit en avant. Devant cet aquarium je braquais un chronophotographe à pellicule (modèle de Marey ou de Lumière), et, dès l'ouverture spontanée de l'animal je commençais à prendre des images successives jusqu'à l'ouverture complète. Puis priant un aide d'exciter le sujet en

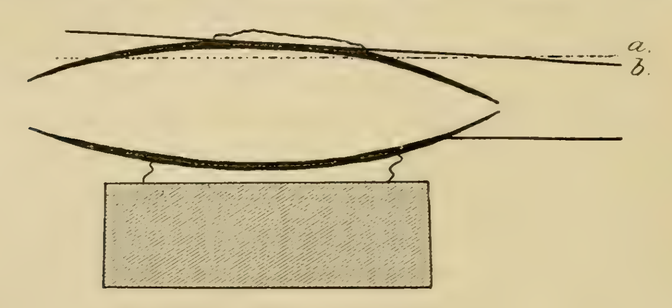


Fig. 2. — Représentation schématique du dispositif employé pour l'inscription chronophotographique des mouvements des valves chez un Acéphale.

expérience, je continuais à prendre des images successives pendant la fermeture de ses valves, en ayant soin de tourner cette fois plus rapidement la manivelle de l'appareil, la fermeture surtout lorsqu'elle est provoquée étant toujours plus rapide que l'ouverture (1). Je développais et fixais ensuite la pellicule ainsi obtenue suivant les procédés photographiques ordinaires ; puis je projetais successivement toutes les images sur une feuille de papier blanc fixée au mur en ayant soin que les contours du bloc-support, de la valve immobile et de sa tigelle, soient toujours superposés; pendant les projections des différentes images, je marquais les différentes positions de la valve mobile et de la tigelle qu'elle supportait. Sur le graphique ainsi obtenu il m'était facile de voir si pendant la fermeture la tigelle de la valve mobile cessait à un moment quelconque d'être parallèle à celle de la valve fixée, et si par conséquent il y avait eu ou non rotation autour d'un axe dorso-ventral et quelle

(1) Le fait de tourner à la main la manivelle de l'appareil ne pouvait avoir aucun inconvénient, puisque, pour ce que je recherchais, la notion de temps m'était indifférente.

avait été la valeur de cette rotation. Plus simplement on peut remplacer ces graphiques obtenus par projection des images par de simples mesures au compas d'une tigelle à l'autre en différents points symétriques sur les images elles-mêmes. Pour les cas où

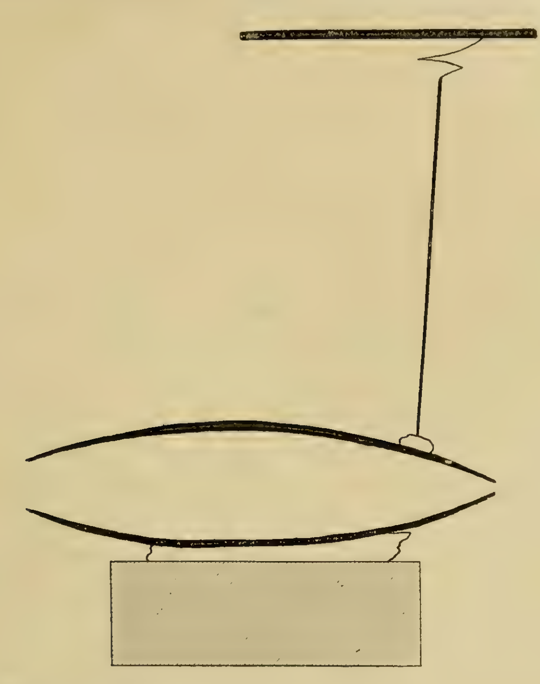


Fig. 3. — Représentation schématique du dispositif employé pour l'inscription graphique des mouvements des valves chez un Acéphale.

la rotation était très faible, ce procédé chronophotographique ne m'a pas donné — et cela en raison des difficultés de placer l'appareil exactement en face de l'animal en expérience, de prendre des mesures exactes et de superposer exactement les images pendant les projections, — les résultats que j'en attendais, et je lui ai préféré dans la plupart des cas l'inscription graphique à l'aide d'un stylet.

Ce procédé n'a pas l'exactitude nécessaire et la précision de la méthode chronophotographique dans laquelle aucun organisme mécanique n'est interposé entre l'image représentative obtenue et l'objet qui la donne, mais il a l'avantage d'amplifier considérablement le mouvement et de rendre la rotation, lorsqu'elle est faible, plus appréciable. J'opérai de la façon

suivante : Sur un bloc de plomb, par l'intermédiaire de cire molle ou de glu marine, je fixais un Acéphale par une de ses valves. Sur la valve libre après l'avoir soigneusement desséchée je fixais à l'aide d'une goutte de glu marine une petite tigelle de cinq à dix centimètres de long (suivant la taille du sujet en étude) sans poids appréciable par conséquent et se terminant par une petite plume à double plicature de la forme indiquée sur la figure 3. Cette plume, qui était introduite dans une fente du bambou, était soit en celluloïde, taillée dans une pellicule chronophotographique hors d'usage, soit mieux encore en métal, taillée dans une mince feuille d'acier très légèrement trempé. J'orientais cette plume sur la valve de l'animal de façon que sa direction soit parallèle à la charnière. La position de la tigelle de bambou sur la valve n'est pas indifférente. Il ne faut pas en effet qu'elle soit placée sur l'axe de rotation possible dorso-ventral de la valve, mais nettement en dehors. Pour la Lutraire, par exemple, où la rotation est très considérable, on placera la tigelle à une certaine distance de l'axe $x\,y$ au point marqué d'un x (Voy. fig. 13). On conçoit de plus que si j'avais orienté la plume de façon que sa direction soit perpendiculaire à la charnière, il y aurait eu des accrocs et des ressauts sur le plan où l'inscription devait se faire chaque fois que la plume aurait progressé dans un certain sens la pointe en avant. Au-dessus de la plume je disposais une plaque de verre enduite de noir de fumée que je maintenais à l'aide d'une pince de bois soit horizontalement, soit légèrement oblique lorsque l'amplitude du mouvement d'ouverture était considérable.

Pour pouvoir plus commodément conserver mes tracés, j'ai remplacé souvent la plaque de verre par une petite plaquette de bois bien plane et bien polie sur laquelle, à l'aide de punaises nombreuses, je tendais aussi bien que possible une feuille de papier spécial pour inscriptions graphiques, préalablement noircie à la fumée ; cette feuille de papier offrait l'avantage de pouvoir être noircie au cylindre, ce qui assure, comme l'on sait, la régularité de la répartition du noir de fumée.

Une fois prise dans la pince je descendais la plaque de verre ou la plaquette de bois parallèlement à elle-même jusqu'à ce qu'elle soit arrivée au contact de la plume, l'animal étant au repos ;

lorsqu'il écartait ses valves, la plume se déplaçait en se rapprochant du support; lorsqu'il les rapprochait, elle faisait le même chemin en sens inverse, revenant au point de départ. Le tracé une fois obtenu, je le fixais suivant le procédé habituel par le passage dans du vernis blanc à clichés. La double plicature de la plume avait pour but de lui permettre de décrire dans son déplacement une ligne droite et non un arc de cercle qu'elle aurait infaillement tracé si elle n'avait été coudée qu'une seule fois. De cette façon dans les différentes positions de la plume, l'une des deux courbures compensait l'autre et la ligne était une droite.

Mais je ne tardais pas à m'apercevoir qu'une plume ainsi faite, quoique donnant des indications acceptables, avait à mon sens des défauts qui diminuaient dans une certaine mesure la valeur des renseignements fournis. D'abord il était impossible qu'elle n'eût un certain jeu au point où elle se reliait à la tigelle, et ce jeu, quelque léger qu'il fût, déformait nécessairement quelque peu le tracé, ce qui ne laissait pas d'avoir des inconvénients, l'appareil étant destiné à mettre en évidence des déviations souvent extrêmement peu considérables.

De plus, lorsque les mouvements d'ouverture étaient très amples, comme cela a lieu chez les Pectens par exemple, l'angle de la plicature de la plume pouvait venir toucher la plaque de verre ou le papier enduit de noir de fumée, salir ou effacer même complètement le tracé obtenu quelques moments auparavant.

Pour parer à ces inconvénients j'étais obligé d'incliner la plaque destinée à recevoir l'inscription et de calculer son inclinaison de telle sorte que l'extrémité seule de la plume la touchât et la touchât toujours dans quelque position que ce fût. Cela n'était pas toujours facile à réaliser.

Pour mes dernières expériences j'ai trouvé plus simple et plus avantageux de me faire construire par l'un des mécaniciens du laboratoire du professeur Marey une plume spéciale dans laquelle tout jeu était supprimé et grâce à laquelle on pouvait inscrire sur un plan toujours horizontal les mouvements de la plus grande amplitude. Cette plume avait de plus l'avantage de pouvoir inscrire aussi bien, si on le désirait, sur un plan vertical. Toutefois, bien

que l'inscription verticale donnât des résultats aussi précis et aussi exacts que l'inscription horizontale, j'évitais en général de l'employer, ce procédé n'offrant aucun avantage sur celui que j'emploie habituellement, et présentant au contraire de nombreux inconvénients, dont les principaux sont les suivants : d'abord la nécessité de l'emploi d'une tige doublement coudée, à angle droit, ce qui est le seul moyen de pouvoir prendre des tracés tout en laissant l'animal dans l'eau, ce qui est indispensable; ensuite la fatigue plus grande pour l'animal qui n'ouvrait que difficilement ses valves en raison de la longueur du bras de levier au bout duquel se trouvait l'objet destiné à être soulevé.

L'idée de cette plume dont je me suis servi pour mes dernières expériences n'est pas neuve. Plusieurs fois en raison des nombreux avantages qu'elle présente, je l'ai vu employer comme instrument d'usage courant à l'Institut Marey, où l'on exige dans les recherches qui y sont faites, en raison même de leur nature et de leur but, la précision la plus absolue. Il me semble toutefois utile d'indiquer brièvement ici sa construction, pour pouvoir donner une idée exacte de la précision à laquelle je me suis astreint, et pour montrer les légères modifications que j'ai dû faire subir à l'instrument en usage à l'Institut Marey pour pouvoir l'approprier au but spécial que je voulais atteindre. L'instrument que j'ai fait construire est composé de deux parties métalliques, l'une supérieure, l'autre inférieure (Voy. Pl. I, fig. 1), réunies par une légère tigelle faite de bambou ou constituée de préférence par une paille. La partie métallique supérieure se compose d'une petite pièce métallique formée de trois branches dont une horizontale et deux verticales se réunissant à angles droits. La branche horizontale porte en son milieu une petite douille destinée à recevoir la paille et les branches horizontales présentent sur leurs faces internes deux godets symétriques destinés à recevoir une petite goupille qui y tourne librement. Au milieu de cette goupille est soudée à angle droit une aiguille dont l'extrémité inscriptrice est rectiligne et terminée en pointe fine, alors que l'extrémité opposée est courbe, un peu déviée latéralement pour pouvoir se replier le long de la paille. Elle est destinée à jouer le rôle d'un contrepoids.

La partie métallique inférieure est composée d'une petite

douille dans laquelle s'enfonce la tigelle. Elle se termine inférieurement par un certain nombre de branches divergentes et malléables qui, engluées de cire à modeler, ou mieux de glu marine, servent à maintenir l'appareil fixé sur la valve de l'Acéphale que l'on étudie.

Le fonctionnement de cet appareil est aisé à concevoir et les avantages qu'il présente sont évidents : tout jeu y est supprimé et de plus la longueur, que l'on peut rendre aussi considérable que l'on veut, de la tige inscriptrice, fait que l'on est toujours assuré d'avoir un tracé complet même sur un plan horizontal et quel que soit l'amplitude des mouvements d'ouverture de l'animal étudié. De plus, l'appareil peut être, malgré sa complication relative, d'une légèreté extrême. La figure 1 (Planche I) montre, l'appareil fixé sur une valve operculaire de *Pecten maximus* Linn. et prêt à fonctionner.

Mentionnerai-je enfin que séduit un instant par la précision, l'exactitude et je dirai même l'élégance des méthodes d'inscription optique qui comme la chronophotographie offrent l'avantage de la non interposition d'un organisme mécanique entre l'image obtenue et l'objet qui la donne, j'avais songé à les utiliser pour cette étude. Mais dans mon cas particulier leur application pratique soulevait de telles difficultés que j'ai dû y renoncer; je l'ai fait avec d'autant moins de regrets que j'étais très satisfait des résultats obtenus par l'inscription graphique.

A propos des méthodes physiologiques, je dois citer aussi les mutilations que j'ai pratiquées dans le but de rendre des Isomyaires fonctionnellement Anisomyaires ou Monomyaires, pour pouvoir étudier ensuite sur ces animaux ainsi transformés les modifications survenues dans le fonctionnement des valves. J'ai expérimenté uniquement dans ce cas sur des *Anodonta cygnea* Linn. et des *Cardium norwegicum* Speng. J'ai choisi les premiers en raison de la facilité que l'on a à se les procurer et à les faire vivre dans les aquariums d'eau douce, et aussi en raison de la facilité d'exécution de l'opération, les fibres du muscle adducteur antérieur (celui que je supprimais le plus souvent et de préférence totalement ou en partie pour me rapprocher des conditions naturelles des Anisomyaires et des Monomyaires) s'insérant toujours très près du bord libre sur une

surface plane et non pas, comme chez les Unios, au fond d'une cavité. Le *Cardium Norwegicum* Speng. présente également ce dernier avantage. Comme l'Anodonte, il est facile à se procurer en hiver et est assez robuste ; le laboratoire de Saint-Waast-la-Hougue m'en a fourni en assez grand nombre. En rasant au scalpel et intérieurement l'une ou l'autre valve d'un de ces animaux maintenu ouvert à l'aide d'un petit coin de bois, je pratiquais le décollement du muscle adducteur d'une de ses insertions. L'animal, en général, se remettait assez vite et vivait quelques jours pendant lesquels je pouvais étudier le mode d'ouverture et de fermeture de ses valves, que je comparais à ce que l'on constate d'une part chez les Isomyaires normaux, d'autre part chez les Anisomyaires et les Monomyaires.

δ. *Procédés de recherches morphogéniques*. — Comme il a été dit dans l'Introduction de ce travail, j'ai voulu mettre, pour mes recherches morphogéniques, à contribution l'observation et l'expérimentation.

L'observation consiste simplement, on le sait, en la mise en œuvre des matériaux fournis par l'étude des faits morphologiques, embryogéniques et physiologiques ; elle n'offre rien de spécial dans son application ici et je n'y insisterai pas.

J'ai tenté aussi des expériences morphogéniques, mais comme ces expériences, ainsi que je l'ai dit, sont par essence même des expériences à très longue échéance, il ne me sera pas possible, à mon grand regret, d'en relater ici les résultats, qui feront l'objet de mémoires ultérieurs. Je me bornerai à les signaler.

Dans une première série d'expériences, j'ai essayé de faire vivre dans des conditions anormales, c'est-à-dire éloignées les unes des autres sur des plaques de verre de très jeunes *Mytilus edulis* Linn. provenant de la zone supérieure des rochers de la baie de Douarnenez et habituées à vivre réunies en bouquet. J'employais pour cela le procédé qui consiste à tapisser de plaques de verre le fond d'un cristalloir contenant ces jeunes animaux. Ils se fixaient d'eux-mêmes sur les plaques de verre qu'on recueillait ensuite et qu'on disposait dans des aquarium à eau de mer.

Dans une autre série d'expériences, et pour tenter de réaliser dans une certaine mesure les conditions d'existence des Acé-

phales fixés en position pleurotéthique, j'ai fixé à l'aide de ciment par une de leurs valves à la façon des Huîtres ou des Æthéries, sur de grosses pierres de très jeunes Anodontes, de très jeunes Unios et même de très jeunes Dreyssensies, que je conserve dans des bassins et des aquariums au laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum et à la Station physiologique, me réservant d'étudier dans quelques années seulement peut-être les modifications consécutives à ce changement de position. Ce dernier ne va pas sans entraîner une certaine gêne chez les animaux soumis à l'expérience : sur dix sujets, il en meurt environ huit et même souvent davantage, et, j'ai remarqué que la résistance était d'autant plus grande que la taille du sujet était moindre.

J'ai essayé aussi de faire vivre des *Cardium norwegicum* Speng, chez lesquels j'avais, comme il a été dit plus haut, détaché le muscle adducteur antérieur d'une de ses insertions, afin de pouvoir voir après plusieurs années les modifications résultant de cette mutilation.

Enfin au laboratoire maritime de Saint-Waast-la-Hougue j'ai inclus dans des blocs de plâtre des *Tapes decussatus* Linn. laissant un simple passage aussi étroit que possible pour les siphons. Ces animaux ont, on le verra plus loin, les siphons séparés, et, j'ai voulu reproduire pour eux les conditions d'existence des *Tapes pullastra* Mtg *var. perforans* et même des Pholades.

Le bloc d'inclusion est fait en deux parties, deux valves réunies par une petite quantité de plâtre étendue sur la ligne de jonction ; on peut les séparer à volonté et constater de temps en temps les modifications extérieures subies. La même expérience a été répétée à la Station physiologique du Collège de France sur des Anodontes.

Dans toutes ces expériences où l'on emploie le ciment ou le plâtre, il est bon de mettre, les premiers jours du moins, dans l'eau courante les animaux et le bloc qui les supporte ou les contient.

Tels sont les principaux procédés de recherches que j'ai employés au cours de ce travail. J'ai cru devoir, pour ne point

encombrer les résultats de détails qui leur soient étrangers, en indiquer du moins le principe et traiter dans ce chapitre spécial la partie purement technique de la question. Peut-être aurai-je à reprendre, au moment d'indiquer les résultats, quelques petits points de détails de ces techniques qui, si j'en avais parlé maintenant, n'auraient pu être saisis avant que les questions anatomiques et physiologiques fussent traitées.

CHAPITRE II

INTRODUCTION A L'ÉTUDE GÉNÉRALE DES CARACTÈRES DE CONVERGENCE ET DE LA MORPHOGÉNIE DES MOLLUSQUES ACÉPHALES.

Puisque l'étude des causes (morphogénie) ne doit rationnellement venir qu'après celle des faits, il est naturel de se demander d'abord si la morphologie, l'embryogénie et la physiologie des Acéphales sont actuellement assez avancées pour justifier l'étude de leur morphogénie.

Si l'on consulte un récent traité d'Anatomie comparée ou de Zoologie, on peut croire qu'actuellement l'organisation, c'est-à-dire la morphologie des Acéphales est suffisamment connue dans ses grandes lignes. Les études générales de morphologie extérieure, d'anatomie, d'histologie dans lesquelles on s'est occupé de ces mollusques, les monographies complètes ou partielles dont ils ont été l'objet sont nombreuses et la plupart du temps d'une grande exactitude ; les plus petits détails y ont été le plus souvent, particulièrement dans les travaux récents, mentionnés et si minutieusement décrits qu'il semblerait même que les zoologistes aient pu croire depuis quelques années que rien plus n'était à faire sur ces animaux tant leur étude paraît avoir été délaissée d'un accord presque commun. Toutefois, ce dédain de la plupart des zoologistes

contemporains à l'égard des Acéphales me semble loin d'être justifié et, en entreprenant ce travail, je n'ai pas tardé à m'apercevoir que si d'une part certaines questions générales avaient été insuffisamment creusées, d'autre part, certains groupes particuliers (*Ætheriidæ, Chamidæ, Tridacnidæ*, par exemple, pour n'en citer que quelques-uns) étaient très insuffisamment connus au point de vue même morphologique. J'ai dû, de mon mieux, combler ces lacunes par des recherches personnelles ; seules celles qui se rapportent aux Mollusques Acéphales Dimyaires fixés en position pleurothétique, trouveront place ici dans la deuxième partie de ce travail.

En compulsant la bibliographie de la morphologie des Acéphales durant ces dernières années, on rencontre à peu près toujours les mêmes noms, ceux de Lacaze-Duthiers, de Pelseneer, de F. Bernard, de Dall, de Drew, de Ménégaux, etc., qui sont les auteurs des travaux anatomiques les plus récents ayant trait à ces animaux. Pour l'indication de leurs mémoires, ainsi que de ceux des autres auteurs, on se reportera à l'indice bibliographique placé à la fin de cette étude.

Comme leur morphologie, l'embryogénie des Acéphales a été l'objet de nombreuses recherches dans lesquelles on constate le même souci d'exactitude que dans les travaux de morphologie. Toutefois on est obligé de reconnaître que les faits embryogéniques, touchant les Mollusques Acéphales, sont encore moins complètement connus que les faits de morphologie et que les lacunes à combler sont là plus nombreuses encore.

Comme pour tous les groupes animaux, d'ailleurs, l'embryogénie des premiers stades, qui en somme ne varie entre deux groupes voisins que d'une façon relativement peu importante, a été faite d'une façon suffisante. Celle des stades finaux, au contraire, des formes dites jeunes, qui intéresse surtout le morphogéniste et le phylogéniste, semble avoir été systématiquement laissée dans l'ombre. Les remarquables travaux, de Jackson, de Munier-Chalmas et de F. Bernard sur le développement de la coquille en général, ainsi que quelques mémoires se rapportant à des types particuliers, tel celui de Jackson (88) pour l'Huître,

viennent à peu près seuls éclairer l'histoire des derniers stades de leur développement.

Il y a donc beaucoup à faire encore dans cette voie, et un certain nombre des résultats que j'ai déjà obtenus, pour différents types, se trouveront brièvement indiqués au cours de ce chapitre.

Quant à leur mode de vie, à leurs mœurs, au fonctionnement de leurs organes, à leur physiologie, en un mot, elle est à peu près inconnue ; bien plus, les zoologistes semblent, à part de trop rares exceptions, laisser dans l'ombre, d'une façon presque systématique, toutes ces questions pourtant si intéressantes : on ne se rend guère compte de la façon dont vit et se meut un animal dont beaucoup de naturalistes ont disséqué ou examiné les organes par les procédés de l'anatomie microscopique et de l'histologie.

Il y a toutefois à signaler plus particulièrement dans cet ordre d'idées le remarquable travail de Coutance sur la physiologie des Acéphales, dans lequel il s'occupe plus spécialement du *Pecten maximus* Linn., et les recherches de Jolyet et Sellier sur les contractions des muscles adducteurs. Quant au mémoire de Piéri sur les *Tapes*? Il renferme, à côté de faits intéressants, la relation d'expériences sans grande portée, à mon sens du moins, et tendant à établir l'action des différentes substances de la matière médicale sur l'organisme des animaux étudiés par cet auteur. Les autres travaux se rapportant à la physiologie des Acéphales seront énumérés à l'index bibliographique.

En résumé, il semble, et à un examen superficiel, que les Mollusques Acéphales soient actuellement bien connus ; mais lorsqu'on considère les choses de plus près, avec l'idée de vouloir *comprendre* leur organisation, de saisir, en un mot, leur morphogénie, on s'aperçoit, d'une part, qu'il y a dans le domaine des faits aussi bien morphologiques qu'embryogéniques et physiologiques, beaucoup de lacunes, ce qui rend toute explication souvent difficile ; d'autre part, que certains autres faits, dont l'étude a été poussée très loin, n'ont, au point de vue des explications morphogéniques, qu'une importance minime.

Cette insuffisance réelle de documents, opposée à son abondance apparente, tient en grande partie à ce défaut d'idées générales qui fait que certains naturalistes, restant complètement et volontairement étrangers à tout ce qui peut mener à une explication possible des formes, pensent qu'actuellement rien plus n'est à faire en morphologie en dehors de la cytologie la plus fine. Ils s'occupent uniquement à des constatations de points de détails, alors qu'ils passent souvent à côté de faits importants sans les soupçonner.

Avant de commencer cette étude générale des caractères de convergence et de la morphogénie des Mollusques Acéphales, il ne me semble pas superflu d'indiquer la façon dont je comprends l'orientation de ces animaux. Cette façon me semble si rationnelle et si simple que j'aurais même jugé superflu d'en parler si je n'avais rencontré dans des mémoires même très récents et postérieurs au travail de Nœtling (02) sur ce sujet, des opinions qui m'ont paru vraiment extraordinaires. Il m'a semblé utile, en raison de cet état de choses et pour éviter toute confusion, de bien dire une fois pour toutes ce que j'entends par région antérieure, postérieure, ventrale et dorsale d'un Mollusque Acéphale.

Pour déterminer l'orientation des Acéphales, les conchyliologistes s'en tenant à l'examen de la coquille seule, procèdent généralement de la façon suivante. Supposons que l'animal ait comme l'Anodonte ou la Tridacne une forme sensiblement allongée : ils mènent le grand axe et toute la région qui contenant la charrière se trouve d'un côté de cette ligne est pour eux la région dorsale, toute celle qui se trouve de l'autre côté, le bord libre, est la région ventrale. Cette façon de procéder, dans laquelle on ne tient aucun compte des organes les seuls importants au point de vue de l'embryogénie et de la morphogénie, me paraît devoir être abandonnée par les anatomistes. C'est elle qui a conduit à dire que la Tridacne et l'Hippopus étaient retournés dans leur coquille, et j'espère facilement montrer qu'il n'en est rien. En réalité, lorsqu'il s'agit d'orienter un Acéphale, il faut uniquement tenir compte, comme on le fait d'ailleurs pour tous les autres animaux, de la

position de sa bouche (stomodeum) et de celle de son anus (proctodeum) pour déterminer son axe longitudinal. Les organes internes doivent seuls entrer en ligne de compte, comme l'a très bien fait remarquer Lacaze-Duthiers dans son mémoire sur les Tridacnes, à l'exclusion de la coquille avec ses diverses parties, crochets, corselet, lunule et bords libres. Cette dernière n'est en somme, en effet, que le produit de sécrétion du manteau et son crochet, qui semblerait devoir en être considérée comme la partie la plus importante puisqu'elle est le centre véritable de la calcification, n'affecte pas de rapports constants avec les organes internes : chez le *Cardium edule* Linn., par exemple, en face du crochet sont l'estomac et le foie ; chez les Tridacnidés, c'est la bouche. Quel que soit l'Acéphale auquel je m'adresse, je me sers, suivant en cela l'exemple de Lacaze-Duthiers (03) et de Nœtling (02), de la position de sa bouche et de celle de son anus pour déterminer son axe longitudinal : la bouche marque la région antérieure, l'anus la région postérieure. J'appelle bord dorsal celui qui va de la bouche à l'anus en passant par le cœur, bord ventral celui qui va de la bouche à l'anus en passant par la cavité palléale. Les côtés droit et gauche se définissent d'eux-mêmes et répondent aux valves. En appliquant aux Tridacnidés cette méthode très simple d'orientation, je crois être arrivé, comme je le montrerai au cours de ce chapitre, à rendre plus simple et plus intelligible la morphologie de ces animaux et à préciser les raisons de leur apparence parfois paradoxale. Comme on le voit, je ne tiens nullement compte, pour l'orientation, du crochet. Je définirai la *lunule*, la région située entre le crochet et la bouche ; chez les Tridacnidés, elle est nulle puisque la bouche est au crochet.

J'appliquerai à tous les Acéphales cette méthode d'orientation que j'ai cru indispensable d'indiquer ici une fois pour toutes.

Au point de vue du sens général de leurs adaptations, on peut diviser les Mollusques Acéphales en un certain nombre de catégories renfermant chacune des types convergents mais à affinités familiales très différentes. On peut considérer comme les deux principales de ces catégories :

Les Dimyaires qui ont deux muscles adducteurs ;

Les Monomyaires qui ont un seul muscle adducteur, les seconds dérivant très certainement des premiers.

Si cette division a au point de vue qui est envisagé ici, et qui est celui des adaptations, un grand intérêt, elle n'a, ne craignons pas de le répéter, au point de vue systématique général aucune valeur, et, c'est à tort que dans les traités de Zoologie les auteurs se basent encore quelquefois sur les caractères tirés du nombre et du développement relatif des muscles adducteurs pour établir la classification des Acéphales. Les organes de la vie de relation, et les muscles plus que tous autres, sont d'une façon générale en effet trop malléables pour servir de base à une classification zoologique; on doit leur préférer les organes les plus fixes, les moins changeants, ceux sur qui les causes morphologiques ont eu le moins de prise, ceux qui par conséquent ayant le moins varié dans le cours des générations nous apprennent le plus sur la phylogénie des êtres, toute classification, on le sait, devant se rapprocher dans la mesure du possible d'un arbre généalogique.

Bref, les termes *dimyaires* et *monomyaires* ne doivent indiquer que des types généraux d'organisation en rapport avec des conditions d'existence déterminées, types convergents que l'on peut rencontrer dans tous les groupes, dans toutes les familles d'Acéphales par le fait de causes identiques agissant sur des êtres appartenant à des phylums différents. C'est ainsi que les Arches parmi les Filibranches, les Cardiums et les Cyrènes parmi les Eulamellibranches sont des Dimyaires. D'autre part, les Placunes sont des Monomyaires filibranches, tandis que les Mulleries tout aussi monomyaires ont des branchies treillagées d'Unionidés.

I

Dimyaires.

Les Dymiaires peuvent être répartis en deux sous-catégories :

Les Homomyaires ou Isomyaires, dans lesquels les deux muscles sont égaux ou à peu près.

Les Hétéromyaires ou Anisomyaires, dans lesquels les deux muscles sont franchement inégaux, chacun de ces trois types d'organisation, Dimyaires isomyaires, Dimyaires anisomyaires et Monomyaires répondant à des conditions d'existence déterminées.

1. Isomyaires.

La forme Dimyaire isomyaire, que, par abréviation, j'appellerai au cours de ce travail Diisomyaire, et dont il va être question d'abord, est la forme la plus primitive des Acéphales.

Les Diisomyaires comprennent eux-mêmes, au point de vue du sens général de leurs adaptations, deux grands types :

Le type euthétique ou normal ;

Le type pleurothétique.

1° Diisomyaires euthétiques. J'appelle normal le premier type pour plusieurs raisons. D'abord, la plupart des animaux sont d'une façon générale euthétiques, ce qui constitue par conséquent la règle. De plus, en tenant compte des formes fossiles, aussi bien que des formes actuelles, on voit que le plus grand nombre des Acéphales diisomyaires le sont également. C'est aussi le cas parmi les Acéphales actuels de ceux dont l'organisation est la plus primitive, et, il en devait être de même incontestablement des formes ancestrales, les Mollusques les plus primitifs connus étant nettement euthétiques. Enfin les Acéphales qui sont pleurothétiques à l'âge adulte présentent à un moment donné de leur évolution ontogénique les caractères anatomiques des animaux euthétiques ; cela sera démontré au cours de ce travail pour les Diisomyaires fixés en pleurothétisme. Les formes pleurothétiques sont toujours, en somme, chez les Acéphales, des formes euthétiques modifiées.

Le mot euthétique vient de deux mots grecs : εὖ = bien, et τίθημι = position, animaux en bonne position, c'est-à-dire en position normale, habituelle.

Les euthétiques peuvent être définis : ceux qui dans les conditions normales de leur existence se trouvent constamment placés de telle façon que leur plan sagittal (bucco-ventro-ano-dorsal) soit perpendiculaire au plan sur lequel ils reposent ou progressent ; les lois de la pesanteur faisant que les animaux

ne peuvent, à part exceptions, reposer ou progresser que sur un plan sensiblement horizontal ou légèrement incliné, on peut être amené à dire que les euthétiques sont ceux dont le plan sagittal est vertical dans les conditions ordinaires de la vie.

L'ancêtre hypothétique qui aurait donné naissance aux Acéphales d'une part et aux Gastéropodes diotocardes de l'autre, devait vraisemblablement posséder, comme l'ont encore aujourd'hui les Mollusques les plus primitifs (Chitonides, par exemple), un pied rampant à la façon de celui des Chitons et des Gastéropodes. Cet animal devait donc progresser à la manière de ces derniers, c'est-à-dire le ventre sur le sol, et dirigeant en avant son extrémité antérieure, comme sont naturellement amenés à le faire pour chercher leur nourriture les animaux qui se déplacent parallèlement à un plan. De ce mode de locomotion, sagittal par conséquent, il a dû résulter deux choses : d'abord l'allongement antéro-postérieur dans le sens de la progression, ensuite la symétrie par rapport au plan sagittal ; ce dernier caractère se rencontre également chez les Chitonides et les Gastéropodes diotocardes les plus anciens, tels que le Bellérophon, par exemple, le rejet latéral de la masse viscérale étant une modification secondaire qui se produit chez les Gastéropodes plus évolués et dont on n'a pas à s'occuper ici. Cette symétrie par rapport au plan sagittal s'établit parce que l'animal, placé dans un milieu homogène et se tenant posé sur sa sole ventrale, les deux régions de son corps situées de chaque côté de cette base de sustentation sont soumises aux mêmes influences mécaniques ; la pesanteur, ainsi d'ailleurs que toutes les autres forces physiques pouvant s'exercer dans un milieu homogène, s'exercent de la même façon en *c* qu'en *a*, en *d* qu'en *b*, de telle sorte que le plan sagittal, dont la trace sur le papier est représentée par *xy* (fig. 4) est le lieu géométrique des points tels que *a, b, c, d*. Il en résulte que de chaque côté du plan sagittal les deux moitiés du corps sont symétriques, c'est-à-dire de même surface et sensiblement de même poids ; la charge se répartit en quelque sorte d'elle-même ; on appelle ces deux moitiés du corps *droite* et *gauche*. *Les Acéphales dimyaires euthétiques sont donc obligatoirement symétriques par rapport à leur plan sagittal* (Voy. fig. 4). Ils le sont, pour les mêmes raisons que le tas que

l'on obtiendrait en faisant tomber verticalement, avec une vitesse toujours égale et sur un plan parfaitement horizontal, du sable fin strictement homogène par une ouverture située exactement au-dessus d'une cloison verticale, le serait par rapport à cette cloison. La pesanteur semble donc jouer, comme on le voit, le plus grand rôle dans la morphogénie générale des Dimyaires euthétiques vivant sur des plans horizontaux.

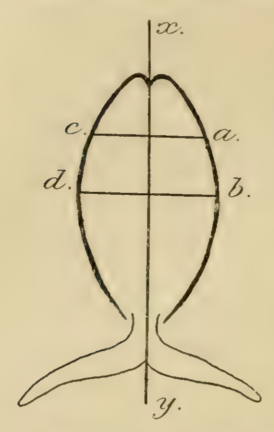


Fig. 4. — Schéma destiné à expliquer la symétrie par rapport au plan sagittal chez les Dimyaires euthétiques abdominothétiques.

Un Acéphale diisomyaire euthétique est donc essentiellement caractérisé par un contour sagittal sensiblement circulaire ou du moins ovalaire à grand axe antéro-postérieur et la similitude et l'égalité des deux moitiés droite et gauche de son corps.

Les Diisomyaires euthétiques peuvent être abdominothétiques ou céphalothétiques ; les premiers sont ceux qui dans les conditions ordinaires de la vie reposent sur le bord ventral de leur plan sagittal (Nucules) ; les seconds sont ceux qui reposent sur le bord céphalique ou buccal de ce même plan sagittal (Tapes). Les uns et les autres sont, comme on l'a vu et pour les mêmes raisons, symétriques par rapport à ce plan.

α. *Diisomyaires euthétiques abdominothétiques.* — Les Diisomyaires euthétiques abdominothétiques sont libres comme la Nucule ou fixés d'une façon relative et ils le sont alors comme les Arches à l'aide d'un organe filamenteux spécial appelé byssus.

Abdominothétiques libres. — Les abdominothétiques libres sont en général considérés comme des animaux marcheurs et quelque peu fouisseurs.

Dans les traités généraux de Zoologie et d'Anatomie comparée, il est même dit que la *Nucula*, qui peut être considérée comme le type de ce groupe, possède une véritable sole pédieuse analogue à celle des Gastéropodes que son mode de vie lui aurait probablement permis de conserver, souvenir de ses

ancêtres les plus immédiats. En réalité, les recherches récentes prouvent qu'il n'en est rien. Les *Nuculidæ* ne possèdent pas de sole pédieuse analogue à celle des Gastéropodes, et il en est de même des *Pectunculus*. Quant au pied des *Trigoniidæ*, qui semblent être également, au point de vue de l'attitude, des abdominothétiques, il a subi des modifications l'éloignant davantage du pied reptateur.

Le pied des Nuculidés diffère par des caractères morphologiques très importants de celui des Mollusques rampants (Gastéropodes) et leur locomotion, quoique s'effectuant dans une position analogue à celle qui caractérise ces derniers, en diffère par des caractères physiologiques essentiels. Cette locomotion, qui a été étudiée ces temps derniers, d'abord par Drew, ensuite par un jeune naturaliste, F. Vles et enfin par moi-même, dont les observations corroborent absolument celles des précédents auteurs, est une sorte de fouissage, l'animal restant en position abdominothétique et progressant en avant. Quand on le trouve en place, il est en général enfoncé dans le sable, ne laissant paraître que ses deux crochets à l'extrémité d'un sillon tracé qu'il vient de parcourir. Il est inutile d'insister ici davantage sur le mode précis de locomotion de la Nucule, étant donné qu'il importe peu pour le point de vue auquel je me place, qu'il soit fouissement ou reptation, puisqu'en tous cas, il est toujours abdominothétique. Pour de plus amples détails sur ce point, le lecteur peut d'ailleurs se reporter à la récente note de F. Vles sur la locomotion de la Nucule (Voy. Bibliographie). Il est probable que le *Pectunculus*, sinon les *Trigoniidæ*, ont un mode de locomotion absolument comparable à celui des Nucules et qu'il faut dès maintenant renoncer à l'attribution à ces Acéphales qui se trouvent être en fait les plus primitifs, d'un pied reptateur de Gastéropode.

Les abdominothétiques sont dépourvus de siphons, ils ont une seule ouverture palléale et, pendant la fermeture, leurs valves sont absolument coaptées.

Tous sont des animaux à organisation très primitive semblant dans notre faune actuelle comme des survivants des âges passés. Leur aspect primitif n'a rien qui doive surprendre : en effet, bien que le pied de ces animaux ne soit pas à propre-

ment parler reptateur, que l'on se place au point de vue de la forme aussi bien qu'à celui de la fonction, il n'en est pas moins vrai qu'il se rapproche plus que celui de tous les autres Acéphales de celui des Chitonides. La forme spéciale qu'il affecte semble n'être, en somme, qu'une assez légère modification du pied reptateur des ancêtres directs des Acéphales en vue d'un mode de locomotion tout spécial qui ne peut être comparé au

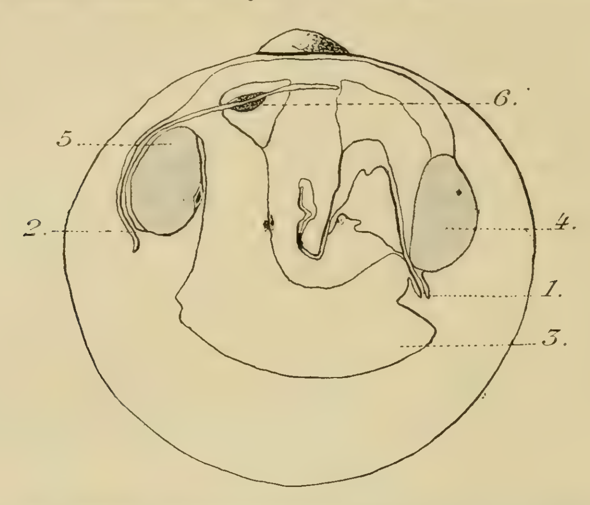


Fig. 5. — Coupe sagittale de *Pectunculus glycimeris* (Linn.). — 1, bouche; 2, anus; 3, pied; 4, muscle adducteur antérieur; 5, muscle adducteur postérieur; 6, cœur contenu dans le péricarde et traversé par le rectum.

fouissement des Céphalothétiques, mais que, par certains points, l'attitude dans laquelle il s'effectue a pu être rapprochée de la reptation des Acéphales primitifs descendants directs sans doute des Mollusques plus primitifs encore dont les Chitonides actuels peuvent nous donner une idée. Ils devaient être euthétiques, abdominothétiques et rampants. Des deux lignées auxquelles ils ont donné naissance, celle des Gastéropodes et celle des Acéphales, la première est restée euthétique (en faisant abstraction de la torsion) et abdominothétique. L'autre a modifié plus tard dans divers sens son attitude, mais les plus primitifs des Acéphales actuels tout en modifiant légèrement la forme de leur pied par l'usage spécial qu'ils ont dû en faire, sont restés comme leurs ancêtres euthétiques et abdominothétiques; tout d'ailleurs dans leur organisation, les branchies foliacées particu-

lièrement s'accordent pour faire des Nucules des animaux voisins, malgré leurs modifications secondaires, du type ancestral.

Quant aux Pectunculus et aux Trigonies, qui me semblent aussi devoir rentrer dans ce même groupe, ils possèdent des branchies filamenteuses, c'est-à-dire des organes respiratoires arrêtés au premier stade de la modification partant des branchies foliacées du type nucule, pour aboutir aux branchies lamelleuses et fenêtrées des Cardiums et même par régression aux cloisons musculaires des Septibranches. Les Diisomyaires abdominothétiques libres représentent en somme le type d'organisation le plus primitif des Acéphales actuels.

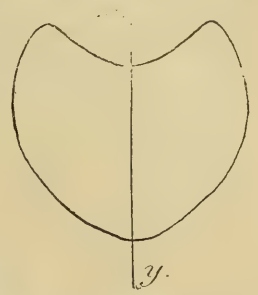


Fig. 6. — Coupe coronale du moule interne d'*Arca tetragona* Poli destinée à montrer l'aplatissement dorso-ventral sous l'influence de la pesanteur *x y*. Trace du plan sagittal sur le plan du papier.

Abdominothétiques fixés. — On peut encore les appeler byssifères, parce que chez eux la fixation se fait à l'aide d'un organe filamenteux spécial, le byssus, qui ne semble être autre chose que le produit de sécrétion durci et aggloméré des glandes du pied, la glande à byssus semblant être l'analogue de l'ensemble des glandes du pied des Gastéropodes.

Ce groupe est personnifié par la famille des *Arcidæ*, à l'exception d'une part des *Pectunculinæ*, lesquels semblent en somme être des *Arcidæ* qui, par le fait de conditions d'existence particulières, seraient redevenus libres et chez lesquels le pied aurait pris une forme et une constitution se rapprochant de celle qu'il possède chez les Nucules, d'autre part des *Dimyidæ* qui seraient des *Arcidæ* secondairement fixés en pleurothétisme comme nous le verrons.

Les Arches sont des animaux qui habitent, en général, la zone du balancement des marées ou les régions immédiatement suivantes. Elles sont fixées généralement soit sur le sol, soit sur des rochers ou des débris de coquille, à une certaine distance les unes des autres, et on les prend à la drague.

L'abondance de nourriture au lieu où elles vivent semble

pouvoir être considérée vraisemblablement comme une des causes de leur immobilité, à la suite de laquelle le pied semble devoir avoir diminué de volume, réduit la surface de sa sole; ses glandes distantes et séparées vraisemblablement chez les formes hypothétiques primitives se seraient rapprochées et agglomérées, et leur sécrétion ayant pris, pour une raison qui nous échappe, un caractère spécial de dureté en aurait fait ce qu'on appelle le byssus.

Les Arches ont été considérablement modifiées dans leur forme par ce genre de vie, et pour citer un seul exemple, une

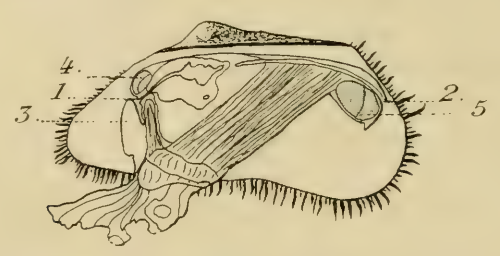


Fig. 7. — Coupe sagittale d'*Arca barbata* Linn. — 1, bouche; 2, anus; 3, pied; 4, muscle adducteur antérieur; 5, muscle adducteur postérieur; au milieu le byssus compact surmonté de ses rétracteurs antérieur et postérieur. La coupe n'a pas passé par le cœur.

espèce méditerranéenne, l'*Arca tetragona* Poli, que le laboratoire de Banyuls m'a fournie en assez grand nombre, affecte la forme représentée dans la figure 6. Elle est affaissée en quelque sorte sous son propre poids. On trouvera une modification analogue dans la morphogénie des *Tridacnidæ*.

Les *Arcidæ* sont à tous points de vue des formes très primitives. A leur sujet, la question suivante peut se poser : Dérivent-elles d'animaux analogues aux Nucules? Je ne le crois pas et il me paraît plutôt que leur descendance puisse être établie de la façon suivante : au début de la série des Acéphales, il semble que l'on doive placer, ainsi qu'il a déjà été dit, un groupe d'animaux primitifs à branchies foliacées et à cœur dorsalement placé par rapport au tube digestif, comme les Nucules, mais chez qui le pied n'ayant pas subi les modifications qui caractérisent celui de ces derniers animaux posséderait encore les caractères du pied vraiment reptateur des Gastéropodes. On peut désigner sous le nom de *Pronu-*

culidæ ce groupe hypothétique. Les *Pronuculidæ* auraient donné naissance à deux séries divergentes, des abdominothétiques libres et des abdominothétiques fixés. Les premiers comprennent, comme on l'a vu, d'abord les *Nuculidæ*. Les seconds, adonnés à la vie sédentaire, auraient vu leurs glandes pédieuses s'agglomérer et le produit de sécrétion de ces glandes se solidifier. Ainsi se serait constitué le groupe des *Protarcidæ*, qui auront donné d'une part des formes anisomyaires, les *Mytilidæ*, et par une complication de la circulation branchiale (Voy. Ménégaux) des formes isomyaires les *Arcidæ*. De ces dernières, une branche divergente, les *Pectunculinæ*, aurait fait retour à la vie libre, tandis qu'une autre branche encore aurait constitué, par l'intermédiaire de formes analogues à nos *Limopsis* actuels, les *Dimyidæ* (1), fixés en position pleurothétique (Voy. le tableau de la fin de ce chapitre).

Outre les *Arcidæ*, dont les affinités probables viennent d'être brièvement indiquées, le groupe des abdominothétiques byssifères comprend un certain nombre de formes moins importantes, qui sont incontestablement des Céphalothétiques revenus à l'abdominothétisme et chez lesquelles le byssus aurait réapparu.

β. *Diisomyaires euthétiques céphalothétiques.* — Dans cette catégorie des Céphalothétiques, qui comprend le plus grand nombre des Acéphales, je puis ranger les animaux fouisseurs à quelque degré que ce soit, aussi bien les Anodontes et les Unios, qu'on trouve tantôt et par exception posés sur une de leurs valves, tantôt et le plus souvent, enfoncés l'orifice buccal en bas, dans le sable ou la vase, que les Pholades et les Tarets qui passent toute leur vie dans les galeries qu'ils se sont creusées, l'élargissant à mesure qu'eux-mêmes grandissent et n'en sortant jamais.

Suivant le degré de leurs modifications, sous l'influence de l'enfouissement céphalothétique, on peut diviser pour la commodité de la description ces animaux en trois groupes.

1) Le premier groupe comprendra un certain nombre d'Acéphales, que l'on range parfois parmi les Asiphoniens ou Inté-

(1) Les *Dimyidæ* semblent être très anciens puisqu'on en trouve déjà dans le Bathonien.

gripalliés, ce qui pourrait tendre à les faire passer à tort pour de vrais abdominothétiques.

En réalité, ils font incontestablement partie intégrante des Céphalothétiques et forment la transition aussi bien au point de vue morphologique qu'au point de vue éthologique et fonctionnel, entre le premier de ces groupes et le second. Dans ce groupe de transition, il semble que l'on puisse placer les *Unionidæ*, les *Carditidæ*, les *Astartidæ*, les *Crassatellidæ*, les *Cyrenidæ*, les *Cyprinidæ*, etc..., qui constituent aussi ce que beaucoup d'auteurs appellent les *Submytilacea*.

Pour se rendre compte de ce qu'est exactement le mode de vie céphalothétique le plus simple est de s'adresser aux Unionidés qui de tous les animaux faisant partie de cette première catégorie de transition sont ceux dont il est le plus aisé d'observer le mode de vie ; un grand nombre d'Unionidés vivent dans beaucoup de rivières et de cours d'eau de notre pays.

Si l'on regarde avec soin le fond vaseux ou sablonneux d'une rivière habitée par des Unios ou des Anodontes, on peut y voir deux choses, d'abord de larges sillons tortueux et peu profonds qui sont la trace de la progression de ces animaux, à l'aide de leur pied ; ensuite, çà et là de petits groupes de papilles courtes et peu mobiles, émergeant au fond de l'eau de la surface libre de la vase et la dépassant à peine de quelques millimètres. Les sillons y aboutissent. De plus près on voit que ces papilles sont disposées sur deux rangs, séparés par une fente qui paraît profonde. Au delà des papilles, la fente se continue de l'autre côté d'une mince cloison. On voit donc, en résumé, deux orifices dont l'un, le plus considérable, est entouré de papilles. Par ce dernier s'établit un courant d'entrée ; par le second, un courant de sortie qui fait tourbillonner les particules solides contenues dans l'eau aux alentours. Une telle disposition à la surface de la vase, au fond de l'eau, indique à coup sûr la présence d'un Unionidé enfoui verticalement la région buccale en bas et ne laissant dépasser qu'une toute petite partie du bord postérieur des lobes de son manteau. Cette région postérieure est d'ailleurs la seule où normalement les bords libres du manteau ne soient pas rapprochés et coaptés, la seule par conséquent qui permette à l'eau d'entrer et de sortir.

Si on suit le bord palléal d'un Unionidé, on voit qu'en dehors de la région cardinale, les deux lobes du manteau sont libres. Ils ne sont réunis l'un à l'autre que par deux commissures, l'une assez forte, qui se trouve au point où les branchies se terminent en arrière, l'autre d'importance secondaire et située dorsalement par rapport à la précédente.

Ces trois commissures déterminent trois orifices ; l'un très considérable, antéro-ventral et même légèrement postérieur, qui sert à la fois à la sortie du pied et à l'entrée de l'eau dans la cavité palléale ; l'autre postérieur, qui sert à la sortie de l'eau de la cavité palléale ; le troisième orifice est un orifice supplémentaire dépendant de l'orifice expirateur. Le premier de ces trois orifices tend chez les Unionidés à se diviser en deux : un orifice antéro-ventral considérable servant exclusivement à la sortie du pied et un orifice postérieur servant à l'entrée de l'eau. Anatomiquement, ces deux orifices sont confondus, mais au point de vue physiologique ils sont séparés, puisque quand le second, l'orifice inspirateur, est largement ouvert, le premier, l'orifice pédieux, est fermé par le rapprochement et l'accolement des deux bords du manteau. De plus, la partie du bord palléal qui dépend de la région qu'on peut en somme appeler inspiratrice, est garnie de papilles, alors que les bords de l'orifice pédieux en sont totalement dépourvus.

Les Unionidés ne possèdent donc pas de siphons morphologiquement parlant, mais ils vivent néanmoins enfouis en céphalothétisme, laissant émerger les papilles postérieures de leur manteau, rudiment d'appareil siphonien en voie d'apparition et vers lequel ils tendent incontestablement. Cette disposition des orifices palléaux (confusion de l'orifice pédieux avec l'orifice inspirateur), caractérise les céphalothétiques de la 1re catégorie.

Comment les Acéphales ont-ils pu être amenés à passer de l'abdominothétisme au céphalothétisme? Comme il a été dit, la Nucule, lorsqu'on la rencontre en position normale, est enfoncée dans le sable de telle sorte que les bords libres de sa coquille sont inférieurs, le plan sagittal étant perpendiculaire à la couche de sable (abdominothétisme) ; ses crochets sont visibles à l'extérieur. Supposons que, pour une raison quelconque, un animal plus ou moins analogue à la Nucule s'enfonce

davantage en profondeur dans le sable. De par ce fait que le pied sort toujours de la coquille par la région antérieure de cette dernière, et que c'est par lui que s'accomplit l'enfouissement, la région antérieure de l'animal se portera obligatoirement en bas, et la région postérieure restera en haut. A partir de ce moment, le céphalothétisme aura remplacé l'abdominothétisme. C'est probablement quelque chose d'analogue qui a dû se passer en réalité. Pour des raisons que nous ignorons, tenant probablement à la nature des substratums, des Acéphales abdominothétiques, vraisemblablement des byssifères, ont fait de leur pied un usage qui en a amené à nouveau le développement, le byssus est disparu, et ces animaux ayant dû avoir à s'enfoncer davantage en profondeur, leur région antérieure s'est par ce seul fait portée en bas, ils ont en quelque sorte basculé en avant et sont devenus céphalothétiques (1).

Voyons maintenant comment l'organisation caractéristique des céphalothétiques a pu prendre naissance. Pour cela prenons l'animal abdominothétique dont les deux lobes du manteau sont séparés sur toute leur longueur. Au point de vue de ses branchies comme à celui de beaucoup d'autres de ses organes cet Acéphale présente des caractères primitifs indiscutables. Ses branchies sont filamenteuses (*Pectunculus*) où même foliacées (Nucule) et flottent librement dans la cavité palléale unique. Par le fait de l'enfouissement céphalothétique, les orifices d'entrée et de sortie de l'eau se trouvent rapprochés et limités à la région postérieure située en haut. Pour que l'eau, arrivant par l'orifice d'entrée puisse aller jusqu'à la bouche située en bas, il est de toute nécessité que le courant d'entrée et le courant de sortie se canalisent en quelque sorte : une cloison se forme entre les deux. C'est à cela que se rattache la complication de la branchie filamenteuse qui ne tarde pas à devenir fenestrée.

Les filaments se réunissant par des anastomoses et les branchies devenues ainsi lamelleuses adhèrent par leurs bords au manteau d'une part, à la masse viscérale de l'autre, divisant la

(1) Certaines formes fossiles de Trigonies présentent dans la région postérieure de leur coquille des traces incontestables de siphons, disposition cadrant parfaitement avec les modifications du pied de ces animaux qui rappelle celui des Céphalothétiques [Voy. Pelseneer (91)].

cavité unique en deux cavités, l'une antébranchiale ou palléale proprement dite, l'autre rétrobranchiale. La première reçoit l'eau chargée d'oxygène et de matières alimentaires ; ces dernières sont recueillies par les palpes buccaux et l'eau traverse alors les lames branchiales par les fenêtres dont elles sont percées ; c'est là que que se fait l'hématose. Une fois dans la cavité rétrobranchiale, l'eau impropre à la respiration se charge des produits d'exsécrétion et des déjections qu'elle déverse à l'extérieur. Cette division en deux parties de la cavité palléale qui produit un réel perfectionnement de l'organe respiratoire est le premier stade dans la différenciation des siphons. La division de la cavité primitivement unique se poursuit jusqu'au bord palléal en arrière et détermine ainsi la production de deux orifices, l'un inspirateur et pédieux, l'autre expirateur.

Lorsque l'animal est enfoui ne laissant émerger du sable ou de la vase qu'une petite partie du bord postérieur de son manteau, cette petite partie plus que toute autre se trouve exposée aux contacts étrangers, ce qui peut y déterminer la production de petites papilles probablement sensitives, analogues à celles qui viennent d'être signalées chez les Unionidés et qui chez les Céphalothétiques plus évolués atteignent des dimensions considérables. On les rencontre chez les Unios et les Anodontes à l'orifice inspirateur seulement, l'orifice expirateur en étant dépourvu. On peut donc dire que la complication de la branchie et la première apparition des siphons semblent être liées à l'existence céphalothétique.

A cette apparition d'ébauche siphonale s'ajoutent chez les Céphalothétiques de la 1[re] catégorie d'autres modifications en rapport encore avec le céphalothétisme qui sont, par exemple : la transformation du pied qui perd sa forme élargie et son byssus pour prendre l'aspect spécial en fer de hache, en soc de charrue qui a fait donner aux Acéphales la dénomination générale de Pelécypode ; l'allongement antéro-postérieur de la coquille, son raccourcissement dorso-ventral qui amène le cœur au contact du tube digestif qui le traverse, ce qui n'existe pas, comme on le sait, chez les Nucules dont le cœur est dorsal par rapport au tube digestif comme chez les Gastéropodes, et son élargissement bilatéral. Chez les Céphalothétiques de ce premier

groupe, les valves sont encore au moment de la fermeture parfaitement coaptées comme chez les Abdominothétiques et le ligament très développé allongé d'avant en arrière.

On voit donc combien il est facile de passer des Abdominothétiques aux Céphalothétiques par l'intermédiaire des Unionidés et plus exactement de tout ce groupe qu'on appelle les *Submytilacea*. Le retour à la vie libre qui a comme conséquence

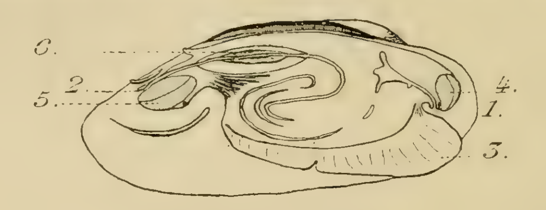


Fig. 8. — Coupe sagittale d'*Unio pictorum* Linn. — 1, bouche; 2, anus; 3, pied; 4, muscle adducteur antérieur; 5, muscle adducteur postérieur; 6, cœur.

la perte du byssus et la nécessité consécutive de l'enfouissement, semble pouvoir expliquer ce passage. L'Anodonte qui présente déjà tous les caractères des Céphalothétiques est un type de transition vers les formes nettement siphonées. La tendance manifeste qui s'accentue davantage dans les groupes suivants semble donc être le calibrage dans un tube; l'animal tend à devenir un corps allongé parcouru par deux courants d'eau parallèles et de sens inverse.

2) Le deuxième groupe de Céphalothétiques comprendra les formes vraiment siphonées en tout analogues aux précédentes, avec cette seule différence que les siphons existent réellement. De plus, le siphon inspirateur qui chez les Unios communiquait largement avec l'orifice du pied, est ici fermé ventralement. Les *Cardiidæ*, les *Donacidæ*, les *Veneridæ* (sauf certains comme les *Tapes pullastra* Utg. var. *perforans*, les *Mactridæ* (sauf *Lutraria*), les *Tellinidæ* peuvent être rangés dans ce groupe tout artificiel, d'ailleurs, puisque d'une part les *Cardiidæ* confinent au premier groupe et les *Tellinidæ* au troisième. Ces animaux vivent enfouis dans le sable ou la vase et présentent tous une organisation générale très voisine de celle des types du groupe précédent. Comme il a été dit, leurs siphons sont complets; de plus ils sont parfois très développés, longs, ayant la forme de deux

tubes musculeux, l'un d'entrée, l'autre de sortie, terminés par des couronnes de papilles sensitives, parfois même d'organes de sensibilité spéciale.

Comment peut-on expliquer rationnellement cet allongement des siphons qui caractérise les Céphalothétiques de ce deuxième groupe.

Ne peut-on admettre qu'il puisse arriver qu'au cours de son développement, l'animal vivant dans un sable vaseux très liquide soit entraîné par son propre poids par exemple et s'y enfonce davantage. Il faudra toujours, en tous cas, pour que l'entrée et la sortie de l'eau puisse se faire, qu'une petite partie de son individu reste à la surface de la couche vaseuse ; dans ces conditions, les siphons s'allongent, s'étirent, et les efforts que fait l'animal ne peuvent-ils être considérés comme favorisant le développement de la musculature ? Nous arrivons ainsi au type du *Cardium edule* Linn. par exemple, où les siphons sont déjà constitués quoique encore assez réduits.

A mesure que les siphons s'allongent, leurs muscles rétracteurs se développent davantage, leur surface d'insertion s'élargit ; elle s'enfonce de plus en plus à l'intérieur de la coquille par le fait des mouvements répétés de rentrée et de sortie que l'animal fait effectuer à ses siphons. C'est le sinus palléal qui se constitue, et, s'il est à peine ébauché encore chez le *Cardium edule* Linn., il sera très marqué chez les types suivants plus évolués, auxquels on donne parfois le nom de Sinupalliés.

A partir de ce moment où les siphons sont constitués, deux directions peuvent être suivies : certains animaux se développent dans une vase très hétérogène mêlée de gros graviers ou de débris de coquilles, d'autres, au contraire, dans une substance très homogène, vase molle, sable fin, ou roche. Chez les premiers les siphons habitués à serpenter en quelque sorte entre les pierres, à chercher leur route, si je puis m'exprimer ainsi, acquerront une plus grande liberté, l'un par rapport à l'autre, ne se soudant pas, restant même divergents, comme c'est le cas des *Tapes decussatus* Linn. ; chez ceux, au contraire, qui se développent dans une substance plus homogène, l'adaptation à la vie en galeries, est plus avancée que chez les précédents, les siphons sont rectilignes et parallèles, allant par le plus

court chemin à la surface libre. Ils s'accolent comme les canons d'un fusil de chasse, chez les *Tapes pullaster* Mtg. par exemple, et l'animal tout entier, en quelque sorte, tend à se calibrer, s'allongeant d'avant en arrière, diminuant au contraire

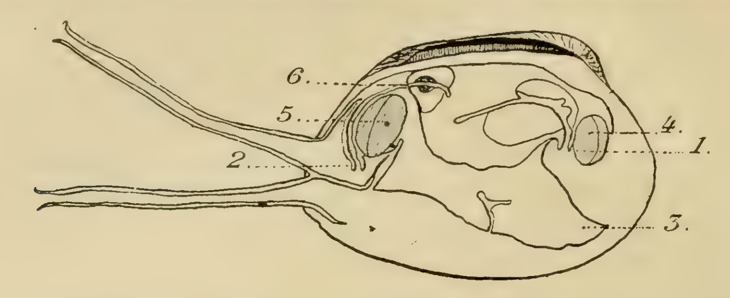


Fig. 9. — Coupe sagittale de *Tapes decussatus* Linn. — 1, bouche ; 2, anus ; 3, pied ; 4, muscle adducteur antérieur ; 5, muscle adducteur postérieur ; 6, cœur. Les deux siphons sont séparés. C'est le type de vase hétérogène.

sa longueur dorso-ventrale, augmentant son diamètre transversal.

J'ai étudié biométriquement la forme de la coquille chez *Tapes decussatus* Linn. et chez *Tapes pullaster* Mtg., l'un vivant dans le gravier grossier, l'autre dans le sable fin homo-



Fig. 10. — Coupe sagittale de *Tapes pullastra* Mtg. — 1, bouche ; 2, anus ; 3, pied ; 4, muscle adducteur antérieur ; 5, muscle adducteur postérieur ; 6, cœur. Les deux siphons sont réunis. C'est le type de vase homogène.

gène. Malgré le caractère général que je compte conserver à ce chapitre, il m'a paru intéressant de résumer ici les résultats de cette étude. J'ai pris deux lots de ces animaux, l'un de 100 *Tapes decussatus* Linn., provenant des pierrailles du vieux port de Saint-Waast-la-Hougue, l'autre de 100 *Tapes pullastra* Mtg., provenant des sables fins d'Aumeville-Crasville près Saint-

Waast-la-Hougue. Sur la valve gauche de chacun de ces animaux j'ai mesuré avec beaucoup de soin, à l'aide d'un pied à coulisse, la distance dorso-ventrale maximum (en prenant comme point de repère dorsal le point le plus proéminent du crochet), et la distance antéro-postérieure maximum. J'obte-

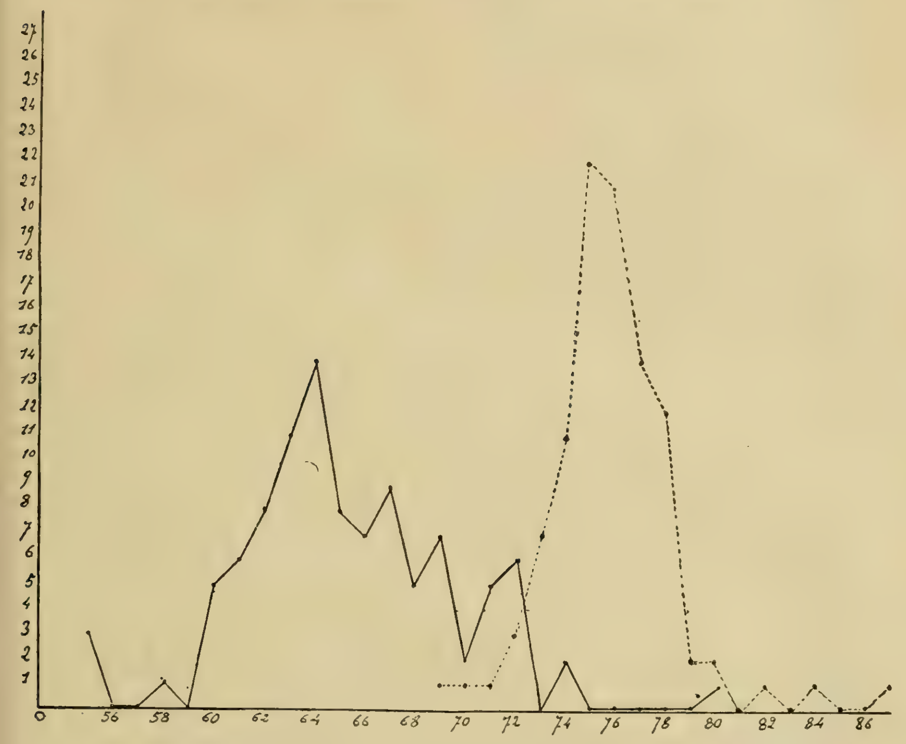


Fig. 11. — Le trait plein indique le *Tapes pullastra* Mtg. ; le trait pointillé indique le *Tapes decussatus* Linn.

nais ainsi la hauteur et la longueur maximum de mes animaux, que je désignais par H et L. En divisant par L, la quantité H préalablement multipliée par 100 afin d'éviter l'introduction de décimales gênantes pour les calculs, j'obtenais une certaine quantité I, un indice comparable à celui que Nœtling (99) calcula sur les arches. Calculé sur 100 *Tapes decussatus* Linn., cet indice m'a donné une valeur moyenne de 76.82, et sur 100 *Tapes pullaster* Mtg. une valeur moyenne de 65.92. Ce qui revient à dire que les *Tapes pullastra* Mtg. sont par rapport à leur hauteur plus longs que les *Tapes decussatus* Linn., ce qui paraît d'ailleurs

avec une grande évidence au seul examen du profil sagittal des coquilles.

Si, au lieu de faire la moyenne brute des indices, on recherche quel est l'indice qui existe le plus souvent chez *Tapes decussatus* Linn. ou chez *Tapes pullastra* Mtg., c'est-à-dire la fréquence, on voit que pour le premier de ces animaux l'indice 75 a été rencontré 22 fois sur 100 et pour le second l'indice 64 a été rencontré 14 fois sur 100. Le tableau de la figure 11 représentant la courbe des variations de cet indice dispense d'ailleurs de plus amples explications. Le *Tapes pullastra* Mtg. marque donc par la forme de sa coquille, comme par celle de ses siphons, un stade plus avancé que le *Tapes decussatus* Linn. dans l'adaptation à la vie en galerie. Il commence déjà à prendre la forme du trou dans lequel il vit et l'on conçoit que creusé dans une substance molle et homogène ce trou doive avoir une section géométriquement arrondie, à l'encontre de celui creusé dans le sable mêlé de graviers, et dont un obstacle peut déranger à tout instant la régularité. Il se calibre en quelque sorte, sa coquille s'allonge d'avant en arrière, se raccourcit dorso-ventralement, augmente son diamètre bilatéral et ses siphons s'accolent. Il tend, en un mot, à prendre la forme d'un cylindre dont le périmètre serait partout égal.

Dans le second groupe de Céphalothétiques, ainsi que dans le premier, lorsque l'animal rapproche ses valves, il les coapte d'une façon parfaite et le ligament est toujours très développé, allongé d'avant en arrière et externe. Ce n'est que dans certaines formes (*Mactridæ*) plus évoluées et tendant au troisième groupe, que la partie élastique du ligament tend à devenir interne, à se réduire, à prendre en un mot la forme que nous verrons chez *Lutraria*. On attribue parfois aux Abdominothétiques, aux Céphalothétiques du premier groupe et à quelques-uns de ceux du second, la dénomination d'*intégripalliés*, venant de ce que leur impression palléale est dépourvue de sinus, opposée à celle de *sinupalliés* s'appliquant aux Céphalothétiques de la troisième catégorie et à quelques-uns de ceux de la seconde, venant de ce que leur impression palléale présente un *sinus* plus ou moins profond. Ces deux expressions sont extrêmement défectueuses et doivent être évitées. Elles tendent en effet à impliquer l'ab-

sence ou la présence de siphons, alors qu'en réalité l'absence de *sinus* n'est pas toujours liée à celle des siphons. Ces derniers peuvent exister très nettement sans qu'il y ait de sinus palléal. C'est le cas de la plupart des *Cardiidæ*, tels *Cardium edule* Linn. *Cardium norwegicum* Speng., *Cardium tuberculatum* Linn., pour n'en citer que quelques-uns. En réalité, le sinus palléal, qui n'est autre chose que la limite d'insertion des muscles rétracteurs des siphons, n'existe que lorsque ces derniers sont suffisamment allongés.

Les dénominations d'*asiphoniens* et de *siphoniens* ne sont guère préférables aux précédentes ; l'on peut dire que les Siphoniens commencent avec la deuxième catégorie des Céphalothétiques. Ces expressions ne peuvent, sous aucun prétexte, entrer dans aucune classification systématique rationnelle : elles expriment des caractères vraiment trop variables avec les conditions d'existence, puisqu'on voit dans la même famille naturelle des *Cardiidæ*, par exemple, des animaux à siphons très courts comme le *Cardium edule* Linn., et des animaux à siphons très longs comme l'*Adacna* de la mer Caspienne. De même parmi les *Unionidæ* (Céphalothétiques de la première catégorie), dont l'*Anodonte* peut être considéré comme le type, se trouvent de véritables Siphoniens, les *Muteles*.

3) Le troisième groupe comprendra les formes chez lesquelles le céphalothétisme, l'enfouissement et la vie en galeries ont amené les modifications les plus profondes. On peut y ranger, par exemple, le *Tapes pullastra* Mtg. var. *perforans* de la famille des *Veneridæ*, les *Psammobiidæ*, qui ne sont, eux, que des *Tellinidæ* plus évolués dans le sens de l'adaptation à l'enfouissement et au céphalothétisme, les *Myidæ*, à l'exception de *Corbula* qui est devenue secondairement pleurothétique, les *Solenidæ*, les *Anatinidæ*, les *Gastrochænidæ*, les *Pholadidæ*, les *Teredinidæ* et aussi les Septibranches. Au point de vue éthologique, ces animaux diffèrent grandement par la nature des substances dans lesquelles ils s'enfouissent : les uns, comme *Mya*, se trouvent dans l'argile ou la vase molle des estuaires ; d'autres, comme *Lutraria*, se rencontrent dans le sable fin avec les *Solen*. Les *Psammobia* se trouvent souvent dans le sable grossier mêlé de débris de coquilles avec le

Tapes decussatus Linn., vers lequel ils convergent d'ailleurs par l'indépendance de leurs tubes siphonaux; le *Tapes pullastra* Mtg., var. *perforans* est fréquemment rencontré dans les roches calcaires molles; les *Gastrochæna* dans les roches plus dures ou dans des galeries creusées dans l'épaisseur même des coquilles vides d'autres Lamellibranches, d'Huîtres, par exemple, ou de Gastéropodes. Quant aux Pholades, elles habitent généralement des roches dures ou de l'argile compacte; les Tarets enfin creusent, on le sait, leurs galeries dans le bois.

De ces différents modes de vie paraissent avoir résulté des différences d'organisation secondaires. Toutefois ces animaux ont un certain nombre de caractères communs : c'est d'abord la longueur remarquable des siphons chez tous, sauf chez les plus évolués des *Solenidæ*, le genre *Solen*, par exemple, où la longueur démesurée de la coquille et par conséquent du corps tout entier en compense la brièveté ; leur accolement en canons de fusil, qu'on a déjà vu chez le *Tapes pullastra* Mtg., sauf chez certains groupes, comme les *Psammobiidæ* et les *Solenocurtus,* par exemple parmi les *Solenidæ* où ils sont très divergents par le fait d'un mécanisme analogue à celui qui en produit la divergence chez le *Tapes decussatus* Linn. qui a, d'ailleurs, le même mode d'existence ; leur tendance à égaliser leur diamètre avec le diamètre du corps, tendance qui atteint son maximum chez le Taret; la nature des valves qui ne restent épaisses chez la Pholade que dans la région antérieure et leur transparence ; leur réduction qui s'accuse déjà chez les Pholades et qui atteint son maximum chez le Taret où elles sont réduites à leur extrémité antérieure seule, leur bâillance qui, nulle chez les *Tapes pullastra* Mtg. par exemple, devient appréciable quoique modérée chez les *Psammobia* et atteint son maximum chez les Pholades, les Gastrochænes et les Tarets ; la position interne (sauf chez quelques-uns, les *Psammobia*) et la réduction du ligament qui, déjà très réduit chez les Lutraires, disparaît complètement (du moins sa partie élastique) chez les Pholades ; la régression du pied et sa transformation en une ventouse dont l'ébauche peut être nettement vue chez le *Tapes pullastra* Mtg. var. *perforans* et qui atteint son maximum chez les Pholades ; et enfin la canalisation des courants d'eau d'entrée

et de sortie qui, chez les Septibranches où la branchie est transformée en une sorte de cloison musculaire, devient parfaite.

Par quel mécanisme ces différentes modifications qui caractérisent les Céphalothétiques du troisième groupe ont-elles pu se produire? L'allongement des siphons, leur accolement en canons de fusil, a déjà été expliqué et ces caractères existant déjà dans le groupe précédent ne font que s'affirmer ici. Mais, à partir du moment où l'on atteint ce troisième groupe, les siphons augmentent de volume.

En même temps le volume du corps de l'animal lui-même diminue; le processus de *calibrage* en un mot s'accentue,

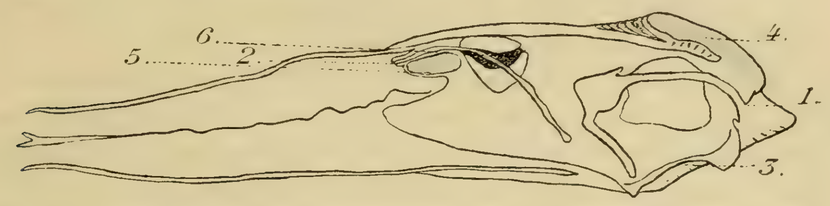


Fig. 12. — Coupe sagittale de *Pholas dactylus* Linn. — 1, bouche ; 2, anus ; 3, pied transformé en ventouse ; 4, muscle adducteur antérieur ; 5, muscle adducteur postérieur ; 6, cœur.

l'animal tendant à remplir complètement la galerie dans laquelle il vit. Les valves déjà allongées du *Tapes pullastra* Mtg. s'allongent davantage chez la Lutraire, leur courbure latérale augmente et il arrive à un certain moment que l'animal complètement calibré arrive à prendre cet aspect allongé et vermiforme qui caractérise les animaux vivant dans des galeries, à quelque groupe, à quelque phylum qu'ils appartiennent, les Vers en général, les Cécilies et même les Tarets. En même temps les valves qui, au moment de la fermeture étaient parfaitement coaptées chez *Tapes pullastra* Mtg. et chez tous les Céphalothétiques précédents, restent constamment bâillantes. Cette bâillance, qui était encore modérée chez les Psammobies, s'accentue chez les Lutraires et devient considérable chez les Pholades. Elle tient sans aucun doute à ce fait que les siphons ayant augmenté de volume par le fait du calibrage dont il a été parlé plus haut, écartent davantage postérieurement au moment de leur sortie les bords de la coquille, qui au contraire se rapprochent antérieurement. C'est à cette bâillance

continuelle que doit être rattachée la régression du ligament encore très étendu et allongé dorsalement chez le *Tapes pullastra* Mtg. En effet, par le fait de leurs dimensions considérables, les siphons lorsqu'ils sont étalés, écartent postérieurement les valves, ce qui distend le ligament dans toute sa région postérieure ; bientôt il finit par disparaître, ou mieux il ne se forme pas dans toute la région distendue. Les siphons étant d'ailleurs le plus souvent hors de la coquille, cette dernière reste toujours bâillante, et les nouvelles couches calcaires qui se forment pendant son accroissement se disposent de telle façon que les deux bords postérieurs des valves ne peuvent plus se coapter même lorsque les siphons sont rétractés, ils prennent cet aspect de bords évasés très nettement caractérisé chez les Myes et les Anatines. D'autre part, lorsque le pied effectue sa sortie par la région antérieure de la coquille, il se produit une bâillance antérieure pendant laquelle les bords postérieurs de la coquille tendent au contraire à se rapprocher, exerçant une certaine pression sur les siphons. Il résulte en somme de tout ceci, que chacune des valves dans les différents mouvements qu'elle accomplit, tourne autour d'un axe xy, passant par le crochet (Voy. fig. 13), et que le ligament sans cesse distendu dans sa région postérieure se réduit en quelque sorte (ligament fibreux) à un point, à un pivot situé exactement en face des crochets. C'est ce que l'on observe chez les Lutraires où par la chronophotographie et l'inscription graphique, et suivant les procédés énoncés au chapitre I, j'ai mis en évidence cette rotation autour de l'axe xy pendant les mouvements des valves. Chez ces animaux, le ligament élastique est, comme l'on sait, interne et extrêmement réduit. La bâillance étant surtout postérieure, c'est-à-dire se produisant d'une façon plus étendue et plus continue en arrière qu'en avant, les deux valves de la coquille sont le plus souvent au contact en avant qu'en arrière. C'est ce qui explique la présence de dents exclusivement dans la région cardinale et dans la région latérale antérieure ; les dents postérieures disparaissent toujours (Voy. *Lutraria elliptica* Lmck.). On pourrait croire que le ligament doive être complètement détruit par le fait de cette bâillance exagérée, alternativement postérieure et antérieure. Il n'en est rien ; chez les Lutraires, il se conserve

par le fait de la fonction qu'il possède encore, et qui est celle de l'écartement passif des valves. Mais par sa distension démesurée il s'est en quelque sorte rompu au point que chez *Lutraria elliptica* Lmck. par exemple, sa partie élastique est formée de deux troncs de cône s'insérant aux deux valves par leur plus grande base et s'opposant par leur base plus petite. Ces deux

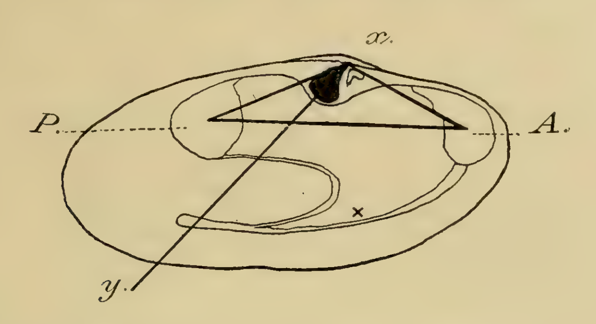


Fig. 13. — Vue intérieure d'une valve gauche de *Lutraria elliptica* Lmck. — A, muscle adducteur antérieur; P, muscle adducteur postérieur; *xy*, axe de rotation dorso-ventrale. La petite croix indique l'endroit où doit être placée la tige inscriptrice.

troncs de cône sont simplement disposés l'un en face de l'autre séparés par une fente.

Si l'on se rapporte à l'explication qu'a donnée F. Bernard de la rotation des crochets, on conçoit facilement pourquoi le crochet des Céphalothétiques de la troisième série, dont le ligament interne tend à être symétrique par rapport au plan coronal, est très réduit, et absolument droit.

Du fait que chez les animaux comme la Lutraire chacune des valves bascule autour de l'axe *xy*, le ligament fonctionne de moins en moins; en effet, la bâillance postérieure étant continuelle, les valves sont en quelque sorte continuellement entr'ouvertes, elles ne se rapprochent que sous l'effort de la contraction du muscle adducteur postérieur; mais pendant ce rapprochement les valves tournant autour de l'axe *xy* s'écartent en avant. Si à ce moment le muscle adducteur antérieur se contracte, elles s'écarteront à nouveau en arrière. En somme, lorsqu'elles sont bâillantes en arrière elles sont rapprochées en avant et inversement; la bâillance alternativement antérieure et postérieure s'effectue par l'effet de la contraction alternative des muscles

adducteurs qui suffisent ainsi à écarter les valves, et le ligament élastique ne fonctionne plus pour ainsi dire.

Si on considère la figure 13 représentant une valve de Lutraire, on s'aperçoit que les muscles adducteurs sont disposés suivant le type des animaux de la catégorie précédente, c'est-à-dire ne sont pas situés sur la même ligne que le ligament, le point de pivotement. Cette condition est, on le conçoit, défavorable au mouvement de rotation; aussi lorsque le mouvement s'accomplit sont-ce les fibres les plus ventrales de l'adducteur postérieur et les plus dorsales de l'adducteur antérieur qui fonctionnent le plus. Par ce fait, elles se développent alors que les autres tendent à disparaître; il en résulte que les muscles tendent en somme à se déplacer, de façon à se mettre en droite ligne avec le point de pivotement, c'est ce qui se produit chez la Pholade où le muscle adducteur antérieur est devenu tout à fait dorsal. Les conditions sont à ce moment les plus favorables pour le mouvement de bascule. Mais pendant que ce mouvement s'effectue le ligament élastique est sans cesse distendu d'un côté et écrasé de l'autre; de plus, comme il a été dit, son rôle est nul, les muscles suffisant à écarter les valves; dans ces conditions, il ne peut se développer, c'est ce qui existe chez les Pholades où la partie fibreuse du ligament seule existe. C'est le type qu'on peut appeler Pholadoïde. A ce caractère de première importance s'ajoute la diminution d'épaisseur de la coquille, sa coloration blanchâtre et sa transparence qui caractérisent d'une façon générale les animaux enfouis. Une seule région de la coquille, l'antérieure, devient rugueuse et reste plus épaisse; quant à la postérieure, s'amincissant progressivement, elle finit par disparaître et l'animal a alors l'aspect complètement vermiforme qu'atteint le Taret qui semble le terme ultime de l'adaptation à l'enfouissement céphalothétique et à la vie en galerie.

Chez tous ces animaux céphalothétiques, et par le fait des excitations extérieures, la sensibilité se porte, comme il a été dit, sur l'extrémité des siphons et ce sont les *Pholades* qui atteignent le maximum de spécialisation dans ce sens. L'extrémité de leur siphon s'arrondit, prenant un aspect de symétrie radiaire qui les font ressembler à une Actinie, par exemple lorsqu'on n'y regarde pas de très près. Le pied enfin, déjà réduit chez les

Lutraires, disparaît faute d'usage, ou se transforme en ventouse comme chez les *Pholades*, les *Gastrochænes* et les *Tapes pullastra* Mtg. var. *perforans*.

Chez d'autres l'immobilité semble avoir provoqué la réapparition du byssus qui chez les Céphalothétiques n'existe plus



Fig. 14. — Vue intérieure d'une valve gauche de *Pholas dactylus* Linn. — 4, muscle adducteur postérieur; 5, muscle adducteur antérieur.

d'ordinaire qu'à l'état de vestige, les *Saxicavidæ* en sont un exemple.

En résumé, il semble que l'on puisse établir le tableau suivant qui rend compte des modifications graduelles des Acéphales, sous l'influence de l'enfouissement céphalothétique. Naturellement les types énumérés ici ont été choisis dans différents phylums et il ne faut nullement donner à cette sériation la valeur d'une filiation naturelle possible.

Abdominothétique : *Arca*........	Valves coaptées au moment de la fermeture. Un seul orifice palléal. Pied byssifère.
Céphalothétique, 1re catég. : *Anodonta*........................	Valves coaptées au moment de la fermeture. Deux orifices palléaux (1) (1 pédio-inspirateur, 1 expirateur). Pied adapté au fouissage. Ligament externe.
Céphalothétique, 2e catég. : *Tapes pullastra* Mtg.................	Valves coaptées au moment de la fermeture. Trois orifices palléaux. Siphons de diamètre réduit. Pied adapté au fouissage. Ligament externe.
Céphalothétique, 3e catég. : *Lutraria*............................	Valves bâillantes. Siphons de diamètre très fort. Pied encore adapté au fouissage. Ligament élastique réduit et interne.
Céphalothétique, 3e catég. : *Pholas*.	Valves bâillantes. Siphons de même diamètre que la coquille. Pied transformé en ventouse. Partie élastique du ligament disparue. Muscles sur la même ligne que le ligament fibreux.
Céphalothétique, 3e catég. : *Teredo*.	Valves bâillantes, très réduites. Siphons très longs et très gros. Pied nul. Ligament disparu. Corps vermiforme.

(1) Il est fait abstraction ici de l'orifice postérieur supplémentaire.

Enfin il est utile de dire que l'adaption au fouissage n'atteint pas seulement les Diisomyaires. Le *Lithodomus* par exemple, est un Dianisomyaire voisin des *Mytilus* adapté secondairement à l'enfouissement céphalothétique ; il converge ainsi vers les Diisomyaires dont il vient d'être question, par une tendance manifeste au développement des siphons, ainsi que le montre la figure 15.

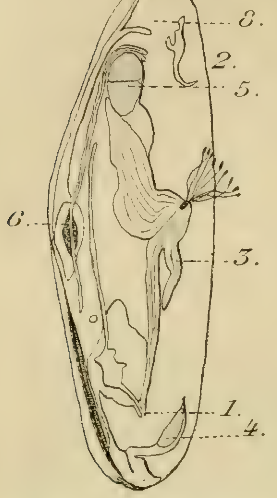
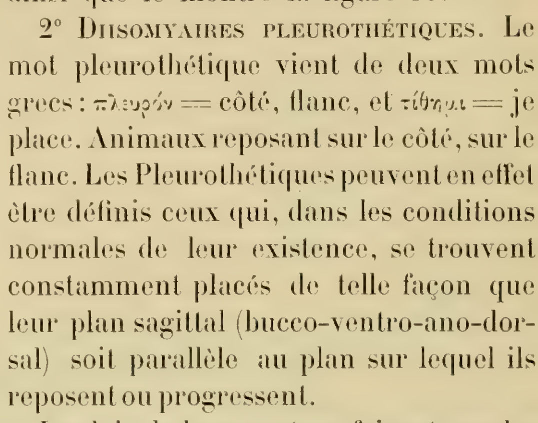


Fig. 15. — Coupe sagittale de *Lithodomus lithophagus* Linn. — 1, bouche ; 2, anus ; 3, pied ; 4, muscle adducteur antérieur ; 5, muscle adducteur postérieur ; 6, cœur ; 8, siphon expirateur.



2° Diisomyaires pleurothétiques. Le mot pleurothétique vient de deux mots grecs : πλευρόν = côté, flanc, et τίθημι = je place. Animaux reposant sur le côté, sur le flanc. Les Pleurothétiques peuvent en effet être définis ceux qui, dans les conditions normales de leur existence, se trouvent constamment placés de telle façon que leur plan sagittal (bucco-ventro-ano-dorsal) soit parallèle au plan sur lequel ils reposent ou progressent.

Les lois de la pesanteur faisant que les animaux ne peuvent facilement en général, et à part des exceptions qui ne nous intéressent pas, reposer que sur un plan sensiblement horizontal ou très légèrement incliné, on peut être amené à dire que les Pleurothétiques sont ceux dont le plan sagittales sensiblement horizontal dans les conditions ordinaires de la vie.

Les Mollusques Acéphales dimyaires ne sont pas les seuls animaux qui présentent parmi eux des formes pleurothétiques ; les monomyaires d'abord le sont presque tous. En outre, on sait qu'il existe des formes pleurothétiques de Poissons téléostéens ; ce sont tous ceux que l'on désigne sous le nom de Pleuronectes, la Sole, la Limande, le Turbot, la Flondre, etc. Tous les Échinodermes enfin seraient, d'après l'hypothèse d'Edmond Perrier, des Vers adaptés à l'existence pleurothétique et les Vertébrés eux-mêmes devraient, d'après le même auteur, avoir à leur origine des ancêtres pleurothétiques (1).

(1) Voir au sujet de la Pleurostose chez les Poissons téléostéens et les Tuniciers A. Giord [04], page 171.

Quoi qu'il en soit et quel que soit le groupe dans lequel on l'envisage, le pleurothétisme semble toujours secondaire, les pleurothétiques provenant tous d'ancètres euthétiques. Quelles sont les causes qui ont pu amener des animaux euthétiques, à mener une existence pleurothétique? Elles sont variables suivant les groupes, mais pour les Mollusques dimyaires, il semble que les choses puissent être expliquées très simplement de la manière suivante : On doit remarquer tout d'abord que si on prend un Diisomyaire euthétique quelconque, soit un abdominothétique, soit un Céphalothétique de la première ou de la deuxième catégorie et qu'on l'abandonne à lui-même, il reposera tout naturellement et de par le fait de sa forme seule, sur une de ses faces latérales, une de ses valves. Si donc un animal primitivement euthétique se trouve placé sur un substratum dur, comme par exemple un rocher situé dans la zone de balancement des marées ou dans un rapide d'un grand fleuve, il sera dans l'impossibilité absolue, étant donnée la dureté du substratum, de s'enfouir, et, par le fait de sa forme même, il prendra la position pleurothétique.

La cause possible du pleurothétisme étant connue, reste à décrire les modifications anatomiques que ce mode d'existence peut amener dans un organisme d'Acéphale dimyaire. Il suffira ici de les indiquer par anticipation, en quelque sorte, leur étude détaillée devant faire l'objet de la deuxième partie de ce travail.

En première ligne de ces modifications il faut mettre la subtitution d'une symétrie coronale à la symétrie sagittale des autres Acéphales. Il a été expliqué un peu plus haut, comment il se faisait que les animaux euthétiques aient obligatoirement une symétrie sagittale. Pour les mêmes raisons, les Pleurothétiques tendent à avoir une symétrie coronale : la bouche est toujours antérieure, l'anus postérieur et la ligne qui les rejoint détermine avec sa projection sur le sol un plan de part et d'autre duquel, l'animal étant supposé placé dans un milieu homogène, les influences mécaniques extérieures s'exercent identiquement ; la pesanteur entre autres s'exerce encore ici de la même façon en *c* qu'en *a*, en *d* qu'en *b* et le plan coronal devient le lieu géométrique des points tels que *a*, *b*, *c* et *d*. Il en résulte que

de part et d'autre de ce plan, les deux moitiés du corps doivent être symétriques et que le côté ventral et le côté dorsal doivent tendre à se ressembler et à figurer des côtés latéraux ; les anciens côtés latéraux d'autre part, soumis à des influences différentes, deviennent dissemblables, l'un, tantôt le droit, tantôt le gauche, devient supérieur, l'autre prend les caractères d'une face inférieure, et la symétrie ancienne tend à s'effacer. Ce processus de substitution de symétrie due au pleurothétisme peut être aussi nettement suivi chez tous les Poissons pleuronectes que chez les Acéphales dimyaires.

Chez les Acéphales pleurothétiques les principales manifestations de la disparition de la symétrie sagittale et de son remplacement par une symétrie coronale, sont la régression des muscles rétracteurs du pied toujours plus avancée du côté correspondant à la valve devenue inférieure et le plus grand développement du lobe du manteau correspondant à cette même valve.

Les Acéphales dimyaires pleurothétiques peuvent être divisés en deux catégories :

Les formes libres,

Les formes fixées.

Toutes deux accusent la tendance plus ou moins marquée à la symétrie coronale, mais la fixation a amené chez les secondes l'apparition de caractères spéciaux.

1° *Diisomyaires pleurothétiques et libres*. — Ils sont peu nombreux et on peut citer parmi eux les quelques types isolés suivants :

Quelques espèces d'*Arca* (fam. des *Arcidæ*).

Corbula (fam. des *Myidæ*).

Myodora
Pandora } (fam. des *Anatinidæ*).
Gresslya (1)

Outre le caractère de la symétrie coronale commune à tous les Pleurothétiques, les Diisomyaires pleurothétiques libres présentent, lorsqu'ils proviennent de formes siphonées, une réduction de l'appareil siphonien et au moment de la ferme-

(1) La Gresslya devrait peut-être plutôt être rapprochée des Pholadomyidæ.

ture, leurs valves ne restent plus bâillantes ; ils perdent en somme les caractères des Céphalothétiques, dont ils ne font plus partie et acquièrent par contre un aplatissement de la valve supérieure qui tend à prendre la forme d'un opercule, un creusement de la valve inférieure. Ces modifications se voient très nettement chez les Corbules qui ne sont en somme que des Céphalothétiques adaptées à l'existence pleurothétique et qui, ainsi que l'a dit Douvillé, retournant à l'enfouissement et au céphalothétisme auraient donné les Myes. Les modifications qui caractérisent ces animaux se retrouveront chez le *Pecten maximus* Linn., monomyaire pleurothétique.

2° *Diisomyaires pleurothétiques et fixés.* — Les Diisomyaires pleurothétiques et fixés peuvent être répartis de la façon suivante :

Dimyidæ (se rattachent à la fam. des *Arcidæ* et plus spécialement peut-être aux *Pectunculinæ*).

Chondrodontidæ (se rattachent aux *Pinnidæ* d'après Douvillé), aux Dianisomyaires par conséquent.

Myochamidæ (se rattachent à la fam. des *Anatinidæ*).
Chamostreidæ (se rattachent à la fam. des *Anatinidæ*).
Chamidæ (se rattachent probablement à la fam. des *Cardiidæ*).
Ætheriidæ (se rattachent à la fam. des *Unionidæ*).
Rudistæ.

Par quel concours de circonstances des Diisomyaires ont-ils pu aboutir à la fixation ?

Il est d'abord à remarquer que toutes ces formes ont des conditions d'existence à peu près identiques, qui se résument à ceci : une température élevée et des eaux très agitées et peu profondes. En effet, d'une part, on trouve ensemble sur toute la côte sud d'Australie les *Myochamidæ* et les *Chamostreidæ*, animaux exclusivement actuels. D'autre part, parmi les *Chamidæ*, les *Chama* actuelles se rencontrent surtout dans la mer Rouge, l'Océan Indien, la mer des Antilles, les côtes du Pacifique et de l'Atlantique, suivant une large zone s'étendant assez loin de part et d'autre de l'Équateur, où avec les Polypiers elles contribuent à la formation de récifs. Quant aux *Diceras*, *Requienia*, *Toucasia* et autres formes fossiles analogues qui semblent, jusqu'à plus ample informé, devoir être rattachées à ce groupe,

ils vivaient à la fin du Jurassique et au début du Crétacé sur des récifs analogues aux récifs actuels et où les conditions d'existence étaient apparemment les mêmes.

Les *Dimyidæ* du Bathonien et de l'Eocène supérieur accompagnent toujours la faune des mers chaudes et la seule *Dimya* actuelle a été draguée dans la mer des Antilles.

Quoique fluviatiles les Æthéries vivent dans des conditions absolument comparables à celles des animaux précédents, leur aire de répartition est, au point de vue de la latitude, à peu près la même ; on les trouve dans la zone équatoriale africaine et son voisinage, dans les rapides des grands fleuves, le Nil, le le Sénégal, etc..., où les eaux sont violemment agitées.

Quant aux Rudistes du Crétacé supérieur, ils étaient également comme les *Chamidæ* des animaux de mer chaude, de récifs.

Il est facile de concevoir comment cette condition d'existence, une haute température, a pu amener la fixation des Acéphales dimyaires. Une température élevée favorise, comme l'on sait, la surproduction de calcaire dont la fixation semble être une conséquence naturelle, les animaux ne pouvant, en raison du poids qu'acquiert ainsi leur coquille, se déplacer que difficilement et se trouvant condamnés à passer leur existence placés au même endroit. Il paraît naturel de penser que le contact prolongé avec le substratum doive par un processus que nous ignorons, d'ailleurs, amener la fixation, laquelle est toujours pleurothétique, puisque l'Acéphale, en raison de la forme même de sa coquille, qui est généralement aplatie d'un côté latéral à l'autre, tranchante sur les bords, ne peut être posée, comme il a déjà été dit, que sur l'une de ses valves.

Le choc des vagues brise et détruit bientôt les formes les moins solidement fixées ; les plus solidement fixées se sélectionnent ainsi naturellement et c'est de cette façon que semblent avoir dû se constituer les types pleurothétiques fixés.

Nous avons vu quelles ont été les conséquences du pleurothétisme sur la morphologie de l'animal (substitution de la symétrie coronale à la symétrie sagittale). Voyons maintenant quelles sont celles de la fixation. C'est d'abord la tendance à l'acquisition de la forme arrondie. Il est à remarquer, en effet, que comme toutes les formes animales fixées, d'une façon géné-

rale (Balanes, Anthozoaires, Ascidiens, par exemple) les Dimyaires fixés et pleurothétiques tendent d'une façon générale à arrondir leur base (Voy. à ce sujet Jackson (91) et Hæckel). Comment peut-on expliquer cet arrondissement? Supposons le cas, qui est d'ailleurs le plus fréquent, où le plan sur lequel repose l'animal est horizontal : l'arrondissement peut être expliqué par l'homogénéité des conditions ambiantes; par le fait qu'il est fixé, l'animal n'a aucune raison de s'allonger ou de se raccourcir dans un sens plutôt que dans l'autre, antéro-postérieur ou dorso-ventral, comme l'animal qui se déplace; l'action de la pesanteur qui seule peut agir sur lui est précisément dirigée perpendiculairement au plan horizontal sur lequel il repose et ne peut, par conséquent pas modifier la forme de son périmètre. Le Dimyaire pleurothétique fixé sur un plan horizontal, et tout animal d'une façon plus générale, s'arrondit pour les mêmes raisons qu'une goutte de cire chaude tombant sur une table de marbre.

Si le plan sur lequel repose l'animal est légèrement incliné sur l'horizontale, les conditions seront les mêmes, sauf en ce qui concerne l'action de la pesanteur, et la base de l'animal au lieu d'être une circonférence sera une figure voisine de l'ellipse, ellipse dont l'excentricité croîtra avec l'angle d'inclinaison du plan sur l'horizontale.

Outre l'inclinaison du plan de fixation, différentes autres causes peuvent intervenir encore pour altérer la forme du périmètre de base : des obstacles existant dans le voisinage de l'animal au moment de son développement, ainsi qu'on voit le fait se produire souvent chez les Æthéries qui, très nombreuses sur un espace restreint, se gênent mutuellement dans leur développement, peuvent aussi en effet être des causes d'altération de la forme circulaire.

Il sera montré en détail, dans la deuxième partie de ce travail, comment la forme circulaire s'établit chez les Dimyaires fixés en position pleurothétique.

L'acquisition de la forme arrondie n'est pas la seule conséquence de la fixation pour les Dimyaires pleurothétiques, il faut y ajouter la disparition progressive du pied faute d'usage, et les modifications des valves dont l'une, l'inférieure, tend à prendre

la forme d'un cornet contenant l'animal ; l'autre, la supérieure, tendant à s'aplatir, à devenir operculaire. Il semble qu'il faille admettre que ces modifications sont dues à l'action de la pesanteur qu'Edm. Perrier (04) explique de la façon suivante : « Le Mollusque suspendu à cette valve (operculaire) devient de plus en plus convexe du côté de la valve appliquée sur le sol, valve qui se moule sur lui et devient ainsi extérieurement de plus en plus convexe par une action indirecte de la pesanteur. »

Telles sont les modifications morphologiques principales qu'entraîne le pleurothétisme d'abord, la fixation ensuite chez les Dimyaires ; je n'y insisterai pas davantage ici ; l'étude des Dimyaires fixés pleurothétiques devant faire l'objet exclusif de toute la deuxième partie de ce mémoire, les questions de détail y seront traitées. Je me bornerai tout simplement à faire remarquer, pour le moment, que le plissement des branchies des Æthéries, comparable à celui des fraises et des collerettes du XVI[e] siècle, peut être rapporté, comme pour les formes monomyaires d'ailleurs, à l'arrondissement. A l'arrondissement semble se rattacher aussi le passage du cœur ventralement par rapport au tube digestif.

2. Anisomyaires.

Les Dianisomyaires sont, comme leur nom l'indique, des Acéphales dont les deux muscles adducteurs sont inégaux, l'adducteur postérieur étant considérable, l'adducteur antérieur, au contraire, très réduit.

Parmi eux, on ne peut guère distinguer, au point de vue du mode d'existence, comme parmi les Isomyaires, les deux catégories des euthétiques et des pleurothétiques. Tous les Acéphales franchement anisomyaires connus sont euthétiques, et, en outre, ils semblent vivre le plus souvent en position céphalothétique. Il semble toutefois qu'il y ait à cette règle quelques exceptions ; c'est d'abord celle constituée par le genre *Bartlettia*, d'une adaptation toute spéciale, et dont la morphologie et la morphogénie probable seront exposées en appendice à la fin de ce chapitre. C'est ensuite celle du genre *Chondrodonta* qui, d'après Douvillé, serait une *Pinna* fixée. Enfin,

les Chames elles-mêmes sembleraient, au cours de leur développement, passer par un stade rappelant les *Lithocardium*, qui sont des formes franchement anisomyaires.

Par le fait qu'ils sont euthétiques, les Dianisomyaires sont, pour les mêmes raisons que les Diisomyaires, euthétiques symétriques par rapport à leur plan sagittal. En effet, leurs valves sont égales et semblables, et il en est de même de toutes les parties droites et gauches de leur corps.

Outre ces deux caractères, inégalité des deux muscles adducteurs et symétrie sagittale, il convient de citer comme leur appartenant, d'abord ce fait, conséquence directe de l'inégalité des deux adducteurs, que chez eux l'extrémité antérieure de la coquille, celle où se trouve placé, chez les Isomyaires, l'adducteur antérieur, tend à se rapprocher du crochet et même à se confondre avec lui, ce qui fait que chez les Anisomyaires très évolués le muscle adducteur antérieur réduit et la bouche se trouvent placés au niveau du crochet ; puis la présence d'un byssus que l'on constate chez toutes les formes anisomyaires actuelles et qui existait aussi, vraisemblablement, chez les fossiles ; la régression du pied enfin, en rapport avec la présence du byssus.

Il semble évident que les Anisomyaires proviennent des Isomyaires et qu'ils tendent aux Monomyaires. Ils se rattachent aux premiers par les animaux de forme *modiole* et aux seconds par ceux de forme *avicule*.

La forme anisomyaire est très répandue chez les Acéphales, et beaucoup d'entre eux convergent vers ce genre d'organisation. Il est superflu, il me semble, d'insister sur ce fait que toutes ces formes anisomyaires sont simplement convergentes et n'ont entre elles aucun lien de parenté comme semblent encore trop souvent le croire ceux qui mettent les *Dreyssensia*, par exemple, parmi les *Mytilus*. Les mêmes causes ont simplement produit les mêmes effets dans des groupes différents.

Certains Anisomyaires, comme les *Dreyssensia*, qui pourraient bien provenir des *Cyrènes*, les *Byssocardium* et les *Tridacnes* qui très certainement dérivent des *Cardium*, possèdent un byssus, bien que les animaux desquels ils paraissent provenir aient perdu depuis longtemps cet organe par le fait de l'adapta-

tion à l'enfouissement céphalothétique. Il est possible que, pour des raisons que nous ignorons, le byssus se soit développé à nouveau, comme cela d'ailleurs se produit pour les *Saxicavidæ* qui restent céphalothétiques, chez certaines Cyrènes et certains *Cardium*, et que ces animaux s'étant trouvés soumis aux mêmes causes aient subi les mêmes modifications que celles qui, dans le phylum de *Protarcidæ*, ont fait les *Mytilus*.

Ci-joint un tableau des principales formes convergentes anisomyaires.

	Phylum des Protarcidæ.	Phylum des Carditidæ.	Phylum des Cyprinidæ (?).	Phylum des Cyrenidæ (?).	Phylum des Cardiidæ.
Modiolimorphes.	*Arca obliqua* (Gray). Modiola.	Mytilicardia.	Hippopodium.		Lithocardium.
Mytilimorphes.	Mytilus Septifer (?).		Myoconcha.	Dreyssensia (1). Congeria.	Byssocardium.
					Tridacna Hippopus.

(1) Une raison qui pourrait faire éloigner les *Dreyssensia* des Cyrènes est la suivante : chez les *Dreyssensia* les siphons sont complètement développés alors qu'ils sont encore à leur premier stade d'évolution chez les Cyrènes. Pour faire descendre les *Dreyssensia* des Cyrènes, il faudrait pour le moins admettre, ce qui n'est pas impossible, le développement secondaire des siphons chez ces formes anisomyaires.

On va d'abord examiner cette première question de l'origine probable des Anisomyaires pour pouvoir examiner ensuite la façon dont les modifications qui les caractérisent ont pu se produire.

Il semble en effet de toute évidence, comme il a été dit plus haut, que les anciens Acéphales aient été des Diisomyaires d'un type différent et plus primitif que celui des Nucules qui se trouvaient être, de tous les Acéphales actuels, ceux qui possèdent le plus de caractères communs avec les Gastéropodes diotocardes.

J'ai appelé *Pronuculidæ* ces formes Acéphales hypothétiques

et on pourrait leur attribuer comme caractères, ainsi que je l'ai dit, les branchies foliacées, le cœur dorsal au tube digestif des Gastéropodes, avec peut-être un pied vraiment reptateur n'ayant pas encore subi les modifications spéciales qui ont fait le pied des Nucules.

En se plaçant au point de vue de la répartition géologique on s'aperçoit, de plus, que les plus anciens Acéphales semblent avoir été des Diisomyaires.

L'anatomie comparée et la paléontologie ne sont pas les seules qui s'accordent à nous donner toutes les raisons de croire que les formes diisomyaires aient été les plus anciennes.

L'embryogénie vient encore apporter à cette opinion sa part d'arguments. En effet, tous les Anisomyaires sont, à un certain moment de leur existence, des Isomyaires plus ou moins parfaits et chez une forme donnée, telle que *Mitylus edulis* Linn. ou *Dreyssensia polymorpha* Bened. par exemple, il est facile de suivre la série des stades de développement qui nous conduisent d'une prodissoconque, et même d'une jeune coquille définitive à peu près équilatérale, à la forme si caractéristique et si nettement inéquilatérale de l'adulte en passant par une forme analogue à la Modiole. J'ai constaté ces faits sur les *Mytilus edulis* Linn. qui vivent à la baie de Douarnenez (Finistère) dans la zone du balancement des marées, et que dans le pays on appelle *moules de roches* par opposition avec les *moules* dites *de vase* qui vivent à l'embouchure des rivières et présentent une forme moins irrégulière. Les résultats de ces recherches seront exposés brièvement plus loin.

En résumé donc, l'anatomie comparée, la paléontologie et l'embryogénie s'accordent pour faire des Anisomyaires des types de formation secondaire.

Comment peut-on expliquer la transformation d'une forme isomyaire en une forme anisomyaire? Quels sont, autrement dit, les facteurs mécaniques qui ont pu déterminer cette transformation qui artificiellement peut être considérée comme se faisant en deux stades, l'un, le premier, que l'on peut appeler la *modiolisation*, l'autre plus avancé auquel on peut donner le nom de *mytilisation?*

Avant d'entreprendre l'étude de la marche et l'explication

des processus de modiolisation et de mytilisation, il est indispensable de définir ce que j'ai appelé l'*angle de modiolisation* et l'*angle de mytilisation* des Anisomyaires.

Si on trace, en le suivant exactement, le contour extérieur de la coquille d'un Acéphale dimyaire quelconque, en ayant soin de marquer les points culminants de l'umbo et des extrémités antérieures et postérieures on obtient trois points, tels que *c*, *a*, *p*.

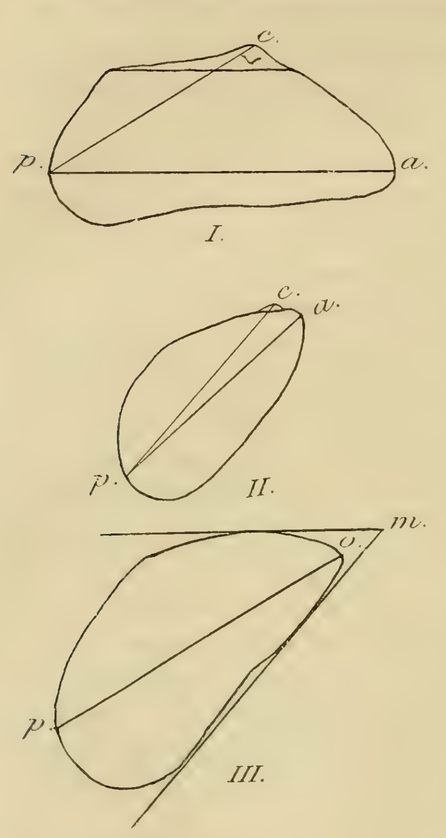


Fig. 16. — Angles de modiolisation et de mytilisation. — I, *Arca barbata* Linn. ; II, *Modiola gallica* Dautz. ; III, *Mytilus edulis* Linn.; *cpa*, angle de modiolisation ; *m*, angle de mytilisation.

En réunissant *c* à *p* et *p* à *a* on obtient un angle $\widehat{cpa}$ dont la valeur, très appréciable chez un Isomyaire, devient chez un Anisomyaire de plus en plus petite par le fait de la diminution de volume et du refoulement du muscle adducteur antérieur. C'est l'*angle de modiolisation*.

Quand il est réduit à 0 c'est que le muscle adducteur antérieur est situé à peu près sur le crochet et que l'extrémité antérieure et le crochet se confondent. La coquille a alors acquis la forme en coin, ou en poire, qui caractérise la moule.

J'appelle alors *angle de mytilisation* l'angle que fait la direction de la charnière avec celle du bord ventral. Le sommet de cet angle est représenté par le crochet et l'extrémité antérieure de la coquille réunis.

Douvillé s'est occupé de l'origine de ce qui vient d'être appelé la modiolisation et il donne de ce fait l'explication suivante : Il suppose un Isomyaire muni d'un byssus, comme le sont encore

les arches, comme semblent l'avoir été les *Protarcidæ* descendants directs des *Pronuculidæ* et ancêtres communs vraisemblablement de tous les Acéphales à l'exception de la *Nucula* et peut-être aussi des Trigonies.

Il le suppose fixé dans une région littorale où les eaux sont très tourmentées. De ce fait pendant son développement, sa croissance, cet animal sera sans cesse secoué à l'extrémité de son byssus. Or ce dernier, par le fait même de la position de la glande byssale qui est plus rapprochée de l'extrémité antérieure du corps que de son extrémité postérieure, exercera une pression continuelle sur le muscle adducteur antérieur dont il déterminera l'atrophie ou pour mieux dire empêchera le développement, l'obligeant à se rapprocher de plus en plus du crochet. Comme conséquence le manteau diminuera d'étendue dans cette région antérieure et la coquille prendra alors naturellement, puisqu'elle se moule sur le manteau qui la sécrète, la forme caractéristique des Anisomyaires. Cette ingénieuse hypothèse me paraît très soutenable, et, elle est d'ailleurs parfaitement d'accord avec les faits. En effet, d'abord tous les Dianisomyaires actuels, c'est-à-dire les seuls dont il soit possible de connaître l'anatomie, sont, à part les cas particuliers, des *Bartlettia* et des *Chondrodonta*, byssogènes; de plus, la plupart des Anisomyaires marins sont des animaux vivant dans la zone du balancement des marées; de plus encore, chez les Anisomyaires il semble que la partie disparue du muscle adducteur antérieur soit précisément celle qui se trouve le plus près de la région byssale; enfin au point de vue particulier, les *Mytilidæ*, qui constituent un groupe important parmi les Anisomyaires, semblent bien évidemment avoir avec les isomyaires byssogènes des caractères communs. A cette action invoquée par Douvillé, qui me paraît infiniment probable, il me semble que l'on pourrait en ajouter une autre secondaire, c'est celle de la force centrifuge : lorsqu'un Acéphale est suspendu par son byssus et secoué par les flots de la mer, il est évident que la masse viscérale tend à se porter de plus en plus à la périphérie et cette action peut servir jusqu'à un certain point à expliquer la forme élargie en arrière des Modioles et des Moules. Outre cela, même si l'animal est suspendu au-dessous d'un plan horizontal, ce qui dans la pratique

arrive rarement il est vrai, la pesanteur peut aussi jouer un rôle et contribuer également à donner à ces animaux leur forme spéciale. Cette succussion continuelle de l'animal au bout de son byssus peut avoir aussi pour conséquence la dissociation de ce dernier, dont les filaments sont très écartés chez les Moules, les Modioles, les Dreyssensia, alors qu'ils sont coalescents, forment un corps en quelque sorte compact chez les Diisomyaires byssogènes comme les Arches. Nous retrouverons le byssus compact chez les *Tridacnes* qui comme les Arches et en raison de leur poids sont à l'abri de toute succussion. Le type modiolimorphe est donc caractérisé par la présence d'un byssus, le rapprochement de l'extrémité antérieure et du crochet et la diminution du muscle adducteur antérieur.

Pour prendre des exemples concrets, je dirai les résultats que j'ai obtenus en mesurant sur quelques Acéphales d'affinités voisines, l'angle de modiolisation. C'est d'abord sur l'*Arca barbata* Linn. qui est un Diisomyaire à peu près parfait, où il atteint une moyenne de 34° sur cent individus. C'est ensuite sur la *Modiola adriatica* Lmck. qui est une Modiole dépourvue de drap marin et qui fait passage aux formes équilatérales. Je me suis procuré cent exemplaires adultes de cette espèce dans les collections du Muséum. En moyenne brute, la valeur de l'angle de modiolisation chez cet animal est de 7°,5. D'autre part, la valeur de cet angle que j'ai rencontrée le plus fréquemment est aussi 7°,5 (vingt-cinq fois sur cent). Si au lieu de prendre la *Modiola adriatica* Lmck. on s'adresse à la *Modiola barbata* Linn. qui existe à Saint-Waast-la-Hougue et, qui, pourvue d'un drap marin très développé, s'éloigne davantage par sa forme des Isomyaires, on trouve que la moyenne de l'angle de modiolisation calculée sur cent individus adultes est de 6°,5 alors que l'angle le plus fréquemment rencontré est celui de 5° qui a été trouvé vingt-huit fois sur cent cas.

De l'*Arca barbata* Linn. à la *Modiola adriatica* Lmck et de la *Modiola adriatica* Lmck. à la *Modiola barbata* Linn. l'angle de modiolisation s'abaisse donc. Il tombe à zéro dans cent pour cent des cas chez toutes les espèces de *Mytilus* et son abaissement à zéro peut même être considéré comme la définition de la forme mytilimorphe (Voy. fig. 16).

Le tableau suivant montre, sans impliquer aucune opinion sur la filiation réelle, l'abaissement graduel de l'angle de modiolisation et le passage de la forme isomyaire à la forme anisomyaire.

	ANGLE DE MODIOLISATION.	
	Moyenne.	Fréquence.
Arca barbata Linn..................	34°	34°
Modiola adriatica Lmck.............	7°,5	7°,5
Modiola barbata Linn................	6°,5	5°
Mytilus edulis Linn.................	0°	0°

La mesure de l'angle de modiolisation permet donc de mettre en évidence un rapprochement graduel de l'extrémité antérieure de la coquille et du crochet, depuis les formes isomyaires jusqu'à la Modiole et même la Moule.

La modiolisation s'étant ainsi produite, la réduction graduelle du muscle adducteur antérieur et la confusion du crochet avec la partie antérieure de la coquille peut transformer ce type modiolimorphe en type mytilimorphe.

Ce dernier, dans un cas particulier, et par le fait d'un genre de vie tout spécial, aboutit à la forme Tridacne.

L'explication des phénomènes par lesquels a pu se produire le passage des formes isomyaires aux Modioles, vient d'être donnée ; il n'y sera pas revenu. Mais quelles sont les causes mécaniques qui ont pu produire la transformation du type modiolimorphe en type mytilimorphe, qui ont pu amener le bord antérieur de la coquille et le crochet à se confondre ?

Pour pouvoir répondre à cette question, que j'examinerai plus spécialement pour le phylum des *Mytilidæ*, il est indispensable d'attirer l'attention sur les conditions habituelles d'existence des *Mytilus edulis* Linn.

Au point de vue éthologique, les *Mytilus edulis* Linn. de nos côtes océaniques, et plus particulièrement celles que j'ai étudiées sur les côtes du Finistère, comprennent deux types principaux bien distincts : les unes vivent soit fixées aux bouées flottantes, soit agglomérées à l'aide de leur byssus, en paquets, qu'on rencontre le plus souvent aux embouchures des rivières ; ces agglomérations sont constituées de telle façon que les crochets de tous les individus qui les composent sont dirigés vers le centre ; les autres vivent fixées à des rochers à l'aide de leur byssus, le crochet dirigé vers le substratum et serrées les unes auprès des autres. Les Moules de la première catégorie, qui vivent dans des eaux tranquilles, sont en général lisses, de forme régulière et de grande taille, avec un angle de mytilisation assez élevé. On les appelle souvent, dans le pays, *Moules de vase* et ainsi que l'a justement fait remarquer Pelseneer (93) elles rappellent la *Mytilus gallo-provincialis* Lmck. de la Méditerranée. Celles de la deuxième catégorie sont plus petites, irrégulières, de surface souvent rugueuse ; leur angle de mytilisation est plus réduit et leur crochet, non seulement est aigu, mais encore est souvent recourbé en avant (Voy. Pl. I). Ce sont ces dernières qu'en Bretagne on désigne sous le nom de *Moules de roches*, par opposition aux premières.

Malgré ces différences de forme toutes deux font incontestablement partie de l'espèce *Mytilus edulis* Linn. qui a si souvent été subdivisée à tort par les conchyliologistes (voy. à ce sujet Pelseneer (93).

J'ai étudié d'une façon plus particulière, sur les côtes de la baie de Douarnenez (Finistère), les conditions d'existence de ces Moules, dites *de roches*. Si l'on parcourt une des plages de la région nord-est de cette baie, où les rochers, constitués de schistes siliceux très durs, forment des pointes déchiquetées qui, à marée haute, s'avancent dans la mer et sont complètement découverts à marée basse, on s'aperçoit que ces rochers sont recouverts de petites Moules de forme irrégulière, et dont la coquille est tapissée parfois d'incrustations d'algues calcaires ou de Balanes.

Leur disposition sur les rochers est la suivante :

Supposons la coupe schématique faite d'un rocher à marée

basse, depuis le sommet de la falaise, où la flore et la faune terrestres commencent, jusqu'au sable de la plage.

Supposons que le niveau des plus hautes mers soit à mi-chemin de la paroi verticale. Au point de vue des algues et des animaux qui vivent sur ce rocher, son profil peut être divisé en deux régions : d'abord une région inférieure, sans cesse découverte

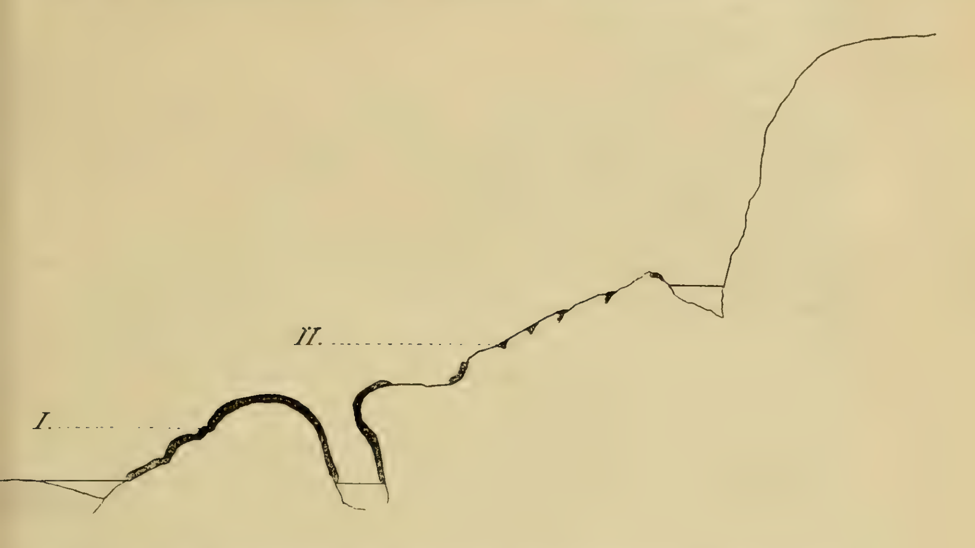


Fig. 17. — Coupe schématique d'un rocher de Pentrez (Finistère) à marée basse. Les parties indiquées par un trait plein sont celles que recouvrent les Moules.

et recouverte chaque jour par la mer, qui est surtout caractérisée par la présence des *Fucus vesiculosus* Linn. et *serratus* Linn.; ensuite une région supérieure, arrosée chaque jour par les embruns à marée haute, et recouverte seulement aux très grandes marées, qui est caractérisée par la présence de *Pelvetia canaliculata* Dec. et Thur., algue brune sensiblement moins vigoureuse que la précédente ; parfois même, et dans les régions les plus élevées, cette deuxième zone est dépourvue de toute algue. Dans l'une et l'autre de ces régions, on peut signaler la présence de *Mytilus edulis* Linn., accompagnant d'autres nombreux animaux, dont l'énumération n'a pas d'intérêt au point de vue spécial auquel nous nous plaçons ici. Dans ces deux régions, les Moules sont réparties de façons très différentes. Dans toute la région inférieure, là où les *Fucus* sont nombreux, très vigou-

reux et très développés, recouvrant complètement le substratum comme une sorte de chevelure (I), on peut apercevoir, en les écartant, une couche continue, une nappe pour ainsi dire de Moules, s'étalant sur tout le rocher, aussi bien sur ses parties saillantes que dans ses anfractuosités.

Dépassons la zone des *Fucus* : là seulement où il y a une région en retrait, une anfractuosité, une fissure (II), on est sûr de rencontrer des Moules.

Plus on monte, plus elles deviennent rares et petites, et bientôt on ne les trouve qu'en regardant avec soin et minutie dans les fentes les plus profondes. A partir d'un certain point même, on n'en rencontre plus.

Ce qui est figuré sur cette coupe, qui est celle d'un rocher de Pentrez, peut également se constater en un point quelconque du littoral, depuis Douarnenez jusqu'à Crozon (lieux dits Lestrevet, Pentrez, Cameros, Kerric, Porz-Lous, Rostegoff, Lecaon, etc.).

De l'observation de ces faits, deux conclusions sont à tirer :

1° Que la variété de *Mytilus edulis* Linn., qui vit sur les rochers de la baie de Douarnenez est adaptée à des conditions d'existence spéciales consistant en une immersion et une émersion alternatives. En effet, tous ces individus passent une partie de leur existence (d'autant plus grande qu'ils habitent une région plus élevée du rocher), au moment des marées basses, complètement hors de l'eau; on n'en trouve aucun dans les flaques où l'eau est d'ailleurs à une salure très variable par le fait des évaporations et des pluies, et pourrait peut-être, par ce simple fait, ne pas convenir à leur existence. Quoi qu'il en soit de l'importance de cette variabilité de salure, pour l'explication de la non-existence de Moules dans les flaques, il est un fait certain, et que j'ai souvent expérimenté par moi-même, c'est qu'une Moule prise en un point quelconque de la surface du rocher et mise brusquement au fond de l'eau, même renouvelée, ne tarde pas, dans la plupart des cas, à périr au bout de quelques jours. Les formes de *Mytilus*, au contraire, qui, comme le *Mytilus galloprovincialis* Lmck., de la Méditerranée, vivent toujours sous une certaine couche d'eau, se sont adaptées à d'autres conditions d'existence et ne pourraient vraisemblable-

ment supporter celles qui sont indispensables à la vie des individus dont il vient d'être question.

2° Que, quoique n'étant pas continuellement immergées, les Moules doivent, pour vivre, être constamment maintenues à l'humidité.

Voyons si toutes celles que nous avons rencontrées sur notre profil remplissent ces conditions. D'abord, celles qui vivent dans les régions inférieures, uniformément répandues à la surface du rocher, ne sont hors de l'eau qu'un temps très court, puisque lorsque la mer monte, cette région est recouverte la première, et qu'au moment où la mer descend, elle est découverte en dernier lieu. Pendant le court intervalle où elles se trouvent à découvert, les Moules n'ont donc pas le temps de se dessécher à l'air, ni même au soleil, d'autant plus que les *Fucus*, très touffus, les recouvrent complètement, empêchant encore ainsi l'humidité de disparaître et les rayons du soleil de les atteindre.

A mesure que l'on monte, le rocher se trouve être découvert chaque jour pendant un temps de plus en plus long, les algues deviennent de moins en moins touffues et vigoureuses, et à partir d'un certain niveau même, disparaissent complètement. Les Moules ne se voient plus alors à la surface des rochers, on ne les rencontre plus guère que dans les fentes et les anfractuosités, où le soleil ne pénètre pas et où l'humidité a quelques chances de se conserver.

Il est évident que les jeunes Moules, dont les facultés de déplacement sont, comme je l'ai observé, très considérables, beaucoup plus que celles des Moules adultes, se rendent d'elles-mêmes pour y effectuer leur développement dans ces anfractuosités où les conditions sont plus propices à leur existence, et, que celles qui, par hasard, sont restées sur les parties convexes des rochers meurent rapidement par dessiccation. En résumé, outre l'immersion et l'émersion alternatives, l'humidité continuelle est nécessaire aux jeunes Moules de roche pour leur développement et leur existence, et, comme cette humidité ne peut exister que dans des anfractuosités, c'est là que les Moules viennent d'elles-mêmes se fixer, se pressant les unes contre les autres.

Il a été dit plus haut quelle était l'attitude des Moules fixées au substratum. Cette fixation se fait toujours de telle sorte que la

région antérieure et le crochet confondus soient du côté de ce substratum, tandis que la région postérieure du corps, celle par laquelle se font l'entrée et la sortie de l'eau, soit dirigée du côté opposé, c'est-à-dire en haut. C'est en somme le céphalothétisme.

Il en résulte que les Moules agglomérées dans des espaces restreints, se pressent les unes contre les autres; leurs extrémités antérieures se resserrent de plus en plus, tandis que leurs extrémités postérieures, celles qui forment la périphérie, s'élargissent, s'épanouissent comme des fleurs dans un bouquet. Ce mode d'existence caractérisé, en somme, par la compression de l'extrémité antérieure, est particulièrement marqué chez les Moules de roches des régions supérieures.

Existant chez des animaux du type modiole, il a pu, en déterminant le resserrement de l'extrémité antérieure, amener la confusion des points *a* et *c*, et *ipso facto* la transformation du type Modiole en type Moule, c'est-à-dire faire descendre jusqu'à *o* la valeur de l'angle de modiolisation. Ce premier résultat acquis, les conditions d'existence restant constantes, s'accusant même davantage, un autre résultat a pu être obtenu, c'est celui de la diminution de valeur de l'angle de mytilisation. Égal chez les Moules de vase recueillies à l'embouchure de la rivière du Faou à 45°, il tombe chez les Moules de roches de la zone inférieure, dont il vient d'être question plus haut, à 38° en moyenne. (Ces moyennes ont été faites sur 100 individus de chaque catégorie pris au hasard). Parmi ces dernières, celles de la zone supérieure qui se trouvent être les plus comprimées arrivent même à avoir une extrémité antérieure contournée, c'est le *Mytilus incurvatus* Pen. Pelseneer (93) a montré comment ces différentes espèces ne sont que des variétés dues à des habitats différents.

Si l'on s'adresse à un autre phylum qui comprend lui aussi des formes mytiliformes, les *Dreyssensiidæ*, on voit que les choses se passent tout à fait de même façon. En effet, chez les *Dreyssensia polymorpha* Bened. vivant distantes les unes des autres, le long des parois verticales des bassins d'eau de Seine de Gentilly, l'angle de mytilisation calculé sur 100 individus est égal à 58°,28 en moyenne. L'ayant mesuré par contre sur quelques spécimens faisant partie d'un groupe formé d'indivi-

dus fixés en bouquet sur un caillou et appartenant aux collections de Malacologie du Muséum d'Histoire naturelle, j'ai trouvé qu'il était au contraire en moyenne de 44° environ. Les premières de ces *Dreyssensia* rappellent par leur forme les Moules de vase de Bretagne, ou, mieux encore, les *Mytilus galloprovincialis* Lmck. de la Méditerranée ; les secondes sont analogues aux Moules de roches de la baie de Douarnenez.

En résumé, le type mytilimorphe semble devoir sa constitution même (réduction à 0 de l'angle de modiolisation) à la vie en groupes, l'agglomération, laquelle amènerait encore en plus, lorsque le resserrement des individus les uns contre les autres devient, par le fait de circonstances extérieures, extrêmement considérable, la réduction progressive de l'angle de mytilisation qui est d'autant plus fermé que l'agglomération est plus serrée.

La vie agglomérée aurait été l'origine de la formation du type mytilimorphe. Le type une fois constitué, les conditions extérieures ont pu imposer un autre genre de vie aux Mytilimorphes, dont la forme s'est modifiée en conséquence (Voy. *Dreyssensia* du bassin de Gentilly).

Outre ces deux modifications principales, l'agglomération peut en produire encore d'autres secondaires. Au nombre de ces dernières, il convient de citer : l'élargissement de la partie postérieure de la coquille corrélatif du rétrécissement de sa partie antérieure, l'allongement postéro-umbonal de l'animal, qui est l'analogue de l'allongement antéro-postérieur des Diisomyaires céphalothétiques, la disparition du drap marin ressemblant à un revêtement pileux qui existe chez la *Modiola barbata* Linn., et qui se retrouve chez la variété dite de roches de *Mytilus edulis* Linn. à un certain stade de développement, comme il sera montré plus loin. Ce drap marin disparaît dans la région antérieure de la coquille par le fait de la pression réciproque des individus et dans la région postérieure par l'action balayante et polissante en quelque sorte des vagues de la mer. Cela est si vrai que l'on peut voir que les individus qui se sont développés dans des positions et dans des régions telles que les vagues se brisent avant de les atteindre, derrière un rocher ou une touffe d'algues qui les abrite par exemple, ont conservé souvent ce drap marin jusqu'à un âge auquel leurs congénères

l'ont en général perdu depuis longtemps. La chose est si remarquablement nette qu'il ne semble pas que l'on puisse attribuer à une autre cause qu'à l'action de la vague, la disparition du drap marin sur la partie postérieure de la coquille des *Mytilidæ*. Sans cesse balayées par les flots, les Moules littorales s'usent de la même façon que les Chames se roulent sur les récifs des mers tropicales.

Les Moules de vase n'ont pas plus que les Moules de roches de drap marin, quoique vivant dans un milieu extérieur moins agité. Cette particularité tendrait à faire admettre qu'elles l'ont perdu jadis, à une période de leur développement phylogénique où elles vivaient fixées sur les rochers, dans la zone de balancement des marées. De plus, l'action continue d'un courant, comme celui existant à l'embouchure des fleuves, exerce aussi, comme l'on sait, une action doucement polissante (Voy. *Ætheria Petretinnii* Bgt.).

Dans tout cet exposé, j'ai cherché à montrer comment la forme Moule a pu provenir d'une forme Modiole, provenant elle-même d'une forme Isomyaire ; j'ai cherché de plus à expliquer les causes de cette transformation. Mais outre ces arguments tirés de l'anatomie comparée, il en existe d'autres à l'appui de cette manière de voir, que l'embryogénie peut nous fournir et grâce auxquels le processus d'anisomyairie (modiolisation et mytilisation) peut, en quelque sorte, être pris sur le fait.

C'est encore sur les Moules de roches de la baie de Douarnenez que j'ai effectué cette étude d'embryogénie dont les résultats vont maintenant être très brièvement résumés. Je ne m'y occuperai naturellement que de l'établissement de la forme générale à l'étude de laquelle seule ce chapitre est consacré, et, je n'aurai en vue que la coquille. Tous les matériaux dont je me suis servi pour cette étude ont été recueillis par moi-même sur les roches de Pentrez ou de Cameros (baie de Douarnenez).

Chez le *Mytilus edulis* Linn. la prodissoconque est subsymétrique, possédant un provinculum garni de dents transversales et divisé en deux parties par une fossette primitive légèrement plus rapprochée de l'extrémité postérieure que de l'extrémité antérieure. J'ai souvent observé cette prodissoconque

ayant des dimensions comprises entre $\frac{1}{12}$ et $\frac{1}{8}$ de millimètre.

Je n'y insisterai pas davantage, mes observations coïncidant avec celles des auteurs, notamment celles de F. Bernard (98).

Au stade prodissoconque fait suite ce que certains auteurs appellent le stade népionique, suivi lui-même du stade néologique.

La distinction de ces deux stades me semble quelque peu artificielle ; leur limite est difficile à concevoir, et même à saisir chez les Acéphales d'une façon générale. Chez le *Mytilus edulis* Linn. en particulier la délimitation semble impossible, aussi n'emploierai-je pas ces dénominations et me contenterai-je de parler seulement de la coquille définitive faisant immédiatement suite à la prodissoconque.

Les plus petites coquilles définitives qu'il m'a été donné d'observer ont été des individus de $\frac{1}{4}$ de millimètre de longueur dans leur plus grande dimension. Ces coquilles n'ont pas précisément l'aspect de Diisomyaires parfaits complètement équilatéraux ; elles forment, en quelque sorte, au point de vue morphologique, la transition entre les Diisomyaires et les Dianisomyaires. La coquille est lisse, le pied long et très agile ; l'animal se déplace sans cesse, brusquement, et ne semble pas faire un usage important de son byssus.

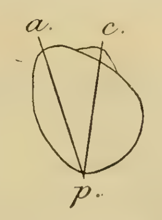


Fig. 18. — Jeune *Mytilus edulis* Linn. (valve droite, vue intérieure) de 1/4 de millimètre environ. — *apc*, angle de modiolisation.

L'angle de modiolisation que j'ai réussi à mesurer, grâce à la chambre claire, chez quelques individus m'a paru égal à 29° en moyenne et environ (Voy. fig. 18).

A $\frac{1}{3}$ de millimètre, la forme est à peu près la même, mais le point *a* et le point *c* se rapprochant, l'angle de modiolisation tombe à 25°.

A $\frac{1}{2}$ millimètre, la forme a encore peu changé, mais la tendance à l'anisomyairie s'est encore accentuée.

A $\frac{2}{3}$ de millimètre, à peu près, on voit apparaître un drap

marin analogue à celui dont on a constaté la présence chez *Modiola barbata* Linn. Comme chez ce dernier animal, il se développe surtout sur les régions dorsales et postérieures. En même temps, les points *c* et *a* se rapprochent de plus en plus. Sur deux individus où je l'ai mesuré, l'angle de modiolisation était égal à 12 et à 14°. A ce stade, la forme générale de l'animal rappelle à s'y méprendre la *Modiola barbata* Linn. adulte, avec la seule différence que chez cette dernière l'angle de modiolisation est plus réduit encore (Voy. fig. 19).

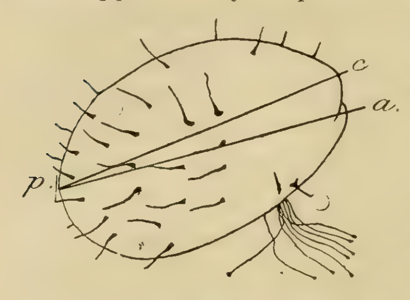


Fig. 19. — Genre *Mytilus edulis* Linn. (valve droite, vue extérieure) de 1 millimètre. — *cpa*, angle de modiolisation. On aperçoit le drap marin et le byssus.

A partir de ce stade, à mesure que les individus grandissent et sont, par conséquent, par le fait qu'ils ne disposent que d'un espace restreint, obligés de se serrer de plus en plus les uns contre les autres, l'angle de modiolisation diminue pour atteindre 0, lorsque la longueur totale de l'animal est de $\frac{1}{2}$ centimètre environ. Un peu avant ce stade, la jeune Moule, à moins, comme il a été dit plus haut, qu'un accident du rocher ne l'ait protégée contre la vague, a perdu son drap marin par le fait probablement de l'action polissante des vagues.

Lorsque l'angle de modiolisation a atteint 0, l'angle de mytilisation qui chez les individus de $\frac{1}{2}$ centimètre atteint en moyenne 50°, diminue de plus en plus à mesure que l'animal augmente de taille pour s'abaisser sur les formes adultes de 3 à 4 centimètres jusqu'à 38° environ et en moyenne.

Cette étude trop résumée ici du développement ontogénique de la forme *Mytilus edulis* Linn. montre bien que cette espèce dérive sans aucun doute d'une forme isomyaire et qu'avant de devenir Moule, elle passe successivement par les stades isomyaire et modiole (*modiola adriatica* et *modiola barbata*) ; elle permet, en outre, de saisir sur le fait pour ainsi dire

les causes morphogéniques et de s'imaginer comment réellement les choses ont pu et ont dû se passer, comment la forme moule a pu se constituer.

Ce processus de mytilisation n'a pas dû être spécial aux Mytilimorphes du phylum des *Protarcidæ*.

J'ai fait sur de jeunes *Dreyssensia* provenant de sables de la Saône, recueillis à Saint-Jean-de-Losne, une étude analogue à celle que j'ai faite sur les Moules de roches de Pentrez: elle m'a conduit au même résultat. La forme mytilimorphe *Dreyssensia* est précédée d'une forme modiolimorphe à angle de modiolisation évaluable.

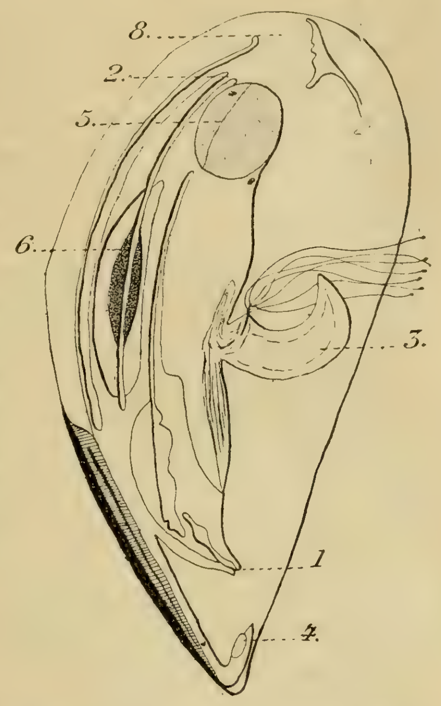


Fig. 20. — Coupe sagittale de *Mytilus edulis* Linn. — 1, bouche; 2, anus; 3, pied; 4, muscle adducteur antérieur; 5, muscle adducteur postérieur; 6, cœur; 8, orifice expirateur (position physiologique).

Dans la famille des *Mytilidæ*, il convient de citer le genre *Lithodomus* dont il a été question déja et qui est une forme secondairement adaptée à l'enfouissement céphalothétique et à la vie en galerie. Le Lithodome possède comme les Diisomyaires un corps allongé, cylindrique calibré, des ébauches de siphons, et son bord abdominal, au lieu de rester rectiligne au voisinage du crochet, comme il est chez la Moule, se courbe faisant ressembler le profil sagittal de cet animal à celui d'un Diisomyaire dont le crochet est séparé de l'extrémité antérieure.

Sous l'influence de conditions d'existence spéciales, certains types mytilimorphes peuvent prendre des caractères spéciaux. C'est le cas des Tridacnes.

La Tridacne n'est, en réalité, autre chose qu'une Moule, au

même titre que les *Mytilus*, les *Septifer* et les *Dreyssensia*. Chez la Tridacne comme chez tous ces animaux, la partie antérieure du corps est, en effet, confondue avec le crochet et le muscle adducteur antérieur, au lieu d'être simplement diminué comme chez le *Mytilus edulis* Linn., est complètement absent comme d'ailleurs chez certains *Mytilus*.

La forme Tridacne est donc une forme anisomyaire ou mytilimorphe, mais une forme mytilimorphe qui, au point de vue morphologique, se distingue des autres, par la réduction de son diamètre postéro-umbonal ou antéro-postérieur, l'augmentation de ses diamètres transversal et dorso-ventral, enfin l'augmentation considérable de son angle de mytilisation, qui chez les plus grandes formes de Tridacnes et les *Hippopus* peut atteindre jusqu'à deux angles droits.

La forme Tridacne n'est réalisée que dans deux genres, le genre *Tridacna* et le genre *Hippopus*, très voisins l'un de l'autre, et, tous les deux constituant la famille des *Tridacnidæ*.

Certains naturalistes pourront s'étonner de me voir placer les Tridacnes et les *Hippopus* parmi les formes anisomyaires et en faire les analogues des Moules. Il me semble indispensable de me justifier à ce point de vue.

De tous temps, les Tridacnes ont frappé les zoologistes non seulement par leur grande taille, mais encore par la disposition spéciale de leurs organes. Le premier auteur qui se soit sérieusement occupé de l'organisation de ces animaux est Mac-Donald, qui, en 1857, en donna une bonne quoique incomplète description. En 1865, L. Vaillant, dans un mémoire qui reste encore aujourd'hui l'ouvrage le plus complet au point de vue descriptif, parmi ceux qui traitent de ce sujet, étudia en grand détail leur anatomie.

Un fait l'avait frappé, c'est que lorsqu'on écarte les valves d'une Tridacne, laquelle, par sa forme générale et à première vue, rappelle grossièrement un Diisomyaire équilatéral quelconque, on constate que l'orifice buccal est au niveau de la région cardinale ou plus exactement du crochet et que le cœur se trouve être du côté du bord libre des valves, l'inverse par conséquent de ce qui existe chez les autres Acéphales auxquels une Tridacne paraît ressembler. Considérant donc la région

droite de la figure 21 comme l'avant, la région gauche comme l'arrière, le bord inférieur comme le dos et le bord supérieur comme le ventre, il conclut, étant donnée la disposition des organes, que l'animal était absolument retourné dans sa coquille.

Cette conception devenue classique depuis lors, fut adoptée encore en 1898, par Grobben, qui, dans un bon mémoire

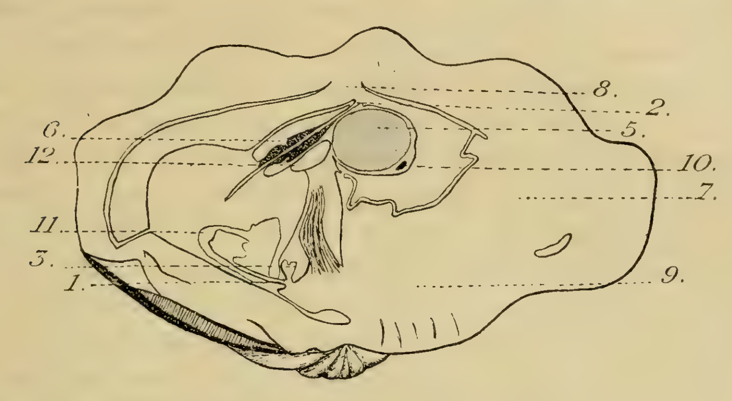


Fig. 21. — Coupe sagittale de la *Tridacna elongata* Lmck. L'animal est en position physiologique, le crochet en bas. — 1, bouche; 2, anus; 3, pied; 5, muscle adducteur postérieur; 6, cœur; 7, orifice inspirateur; 8, orifice expirateur; 9, orifice byssal; 10, ganglion nerveux viscéral; 11, foie; 12, organe de Bojanus.

donne des détails anatomiques complémentaires sur l'organisation de ces animaux.

Enfin tout récemment, M. Boutan et la Direction des Archives de Zoologie expérimentale ont publié un mémoire posthume de M. de Lacaze-Duthiers (04), où le savant zoologiste prend à tâche d'éclaircir la question si obscure et si embrouillée de la morphologie des Tridacnes. Guidé par le principe de l'unité de plan de composition des êtres vivants et par cette idée si éminemment vraie que les organes et non la coquille doivent servir de base pour l'orientation d'un Acéphale, il arrive à établir que la Tridacne, considérée jusqu'ici comme un type aberrant, n'est pas, en somme, plus aberrante que l'Huître et la Chame, par exemple, et que son organisation rentre bien dans le plan général de celle des autres Acéphales.

Mais de Lacaze-Duthiers ne va pas plus loin, il montre que la Tridacne n'est pas le type si particulier qu'on avait voulu en

faire, qu'il n'est nullement *retourné*, mais il ne donne pas la véritable signification de son organisation. Plusieurs années avant de Lacaze-Duthiers, un géologue, M. Tournouer, semble avoir entrevu la solution de la question, en montrant le passage des *Lithocardium* aux Tridacnes par l'intermédiaire des *Byssocardium*.

L'an dernier enfin, dans une note à l'Académie des Sciences sur la morphologie et la morphogénie des Tridacnidés, j'exposais la façon dont je comprends l'organisation de ces animaux. J'ai appliqué pour leur orientation les notions exposées au début de ce chapitre. La région de la bouche a été ainsi dénommée tout naturellement région antérieure, celle de l'anus et du siphon expirateur région postérieure. Le nom de bord dorsal a été donné à celui qui va de la bouche à l'anus en passant par le cœur (ancienne région postérieure), celui de bord ventral à celui qui va de la bouche à l'anus en passant par la cavité palléale (ancienne région antérieure). Les régions qui répondent aux valves ont été désignées comme droite et gauche. Dans cette orientation, il n'est nullement tenu compte, comme on le voit, de la coquille, de ses différentes parties et de leurs rapports avec les organes.

Cette mise en place des Tridacnes, application particulière de la règle générale émise plus haut, pour l'orientation de ces animaux, diffère sensiblement de celle proposée par M. Vaillant, de celle aussi proposée par M. de Lacaze-Duthiers, comme un simple coup d'œil jeté sur la figure que je publie et sur celle contenue dans le mémoire de cet auteur, permet de s'en rendre compte.

Considérons maintenant quels sont les rapports que la coquille affecte chez ces Acéphales, avec les différentes parties du corps qui ont servi de base à la mise en place de l'animal.

D'abord en face de la bouche est le crochet, et en arrière d'elle est immédiatement placé le pied, puis le byssus. A l'opposé de la bouche est le muscle adducteur postérieur et le rectum qui affecte avec lui les rapports habituels.

Il résulte de ceci que chez les Tridacnes la coquille affecte avec les organes internes exactement les mêmes rapports que chez le *Mytilus edulis* Linn. La forme Tridacne est donc de

toute évidence une forme mytilimorphe (Rapprocher la figure 21 de la figure 20), mais un mytilimorphe d'aspect spécial dans lequel les diamètres verticaux ont diminué alors que les diamètres horizontaux (dorso-ventral et transversal) ont augmenté.

Il résulte de ceci qu'il n'existe pas de lunule chez les *Tridacnidæ*. La plupart des auteurs, se fiant à une vague ressemblance, appellent lunule de la Tridacne la région par où sort le byssus et de Lacaze-Duthiers, tout en semblant cependant entrevoir l'erreur, a malheureusement encore employé ce terme dans son mémoire précité pour l'appliquer à la même chose.

Qu'est-ce en effet qu'une lunule, sinon la région de la coquille comprise entre le crochet et l'impression du muscle adducteur antérieur, c'est-à-dire la bouche qui dans la plupart des cas affecte avec ce muscle les rapports constants que l'on connaît. Chez la *Tridacna* par conséquent la lunule serait la région comprise entre le crochet et la bouche. Or, chez cet animal cette région est réduite à néant, tout comme chez la Moule d'ailleurs, et, ce qu'on appelle à tort la lunule de la Tridacne correspondrait chez les *Cardium*, par exemple, à une partie du bord libre des valves partant de l'extrémité ventrale du muscle adducteur antérieur et se dirigeant vers le siphon inspirateur.

Au point de vue de leurs affinités les *Tridacnidæ* doivent être rattachées, ainsi que je l'ai dit plus haut, à la famille des *Cardiidæ*; ce sont des Mytilimorphes de *Cardium*.

Il n'entre pas dans le cadre de cette étude, qui n'est en somme qu'une introduction, d'énumérer les nombreux caractères de parenté qui unissent les *Tridacna* aux *Cardium* ; je me réserve de le faire dans un mémoire futur qui traitera en détail la morphologie et la morphogénie de ces animaux. Toujours est-il que depuis le *Cardium* jusqu'à l'*Hippopus* il existe toutes les formes de passage que l'on peut sérier de la façon suivante :

Cardium.
|
Lithocardium.
|
Byssocardium.
|
Tridacna.
|
Hippopus

Le *Cardium* est la forme isomyaire de la série. Le *Lithocardium* (Anisomyaire) y représente la forme modiolimorphe ; c'est un type exclusivement fossile qui, tout porte à le croire, ne possédait pas encore de byssus ou en possédait du moins un très réduit qui n'a pas laissé de traces sur la coquille.

Quant au *Byssocardium* également fossile, c'est une forme à byssus comme son nom l'indique et comme le prouve la forme de sa coquille, mytilimorphe typique n'ayant pas subi les modifications secondaires qui caractérisent la Tridacne. L'angle de mytilisation plus petit que chez la Tridacne est, chez le *Byssocardium*, de 90° environ. Il semble évident que le *Byssocardium* soit l'ancêtre direct des Tridacnes.

Quant à l'*Hippopus*, c'est une forme de Tridacnidé plus évoluée encore que la *Tridacna* et dépourvue de byssus.

En résumé, donc les Tridacnidés sont des *Cardiidæ* mytilimorphes qui présentent, par le fait de l'action de conditions d'existence spéciales que nous allons exposer maintenant, une morphologie toute particulière.

Les renseignements que j'ai eus sur les conditions d'existence de ces animaux proviennent surtout de deux sources. D'abord, j'ai mis à contribution le savant ouvrage de Saville-Kent (93) sur la grande barrière récifale d'Australie ; ensuite j'ai utilisé les renseignements si complets et si précis que M. Ch. Gravier avait recueillis à mon intention au cours de sa mission dans le golfe de Tadjourah. De ces documents ainsi que des autres renseignements que j'ai pu me procurer, il résulte les faits suivants absolument indiscutables : les Tridacnes se rencontrent fixées parmi les Polypiers, à l'aide de leur byssus, en céphalothétisme ; fait capital, elles sont isolées, à l'encontre de ce qui se passe chez les *Mytilus edulis* Linn. par exemple qui vivent toujours agrégés, chaque exemplaire étant toujours distant d'un autre individu. Les Polypiers les entourent de telle sorte que, de tout l'animal le bord libre des valves paraît souvent seul avec ses sinuosités, et, les valves entr'ouvertes laissent quelquefois paraître retournés en dehors les bords du manteau dont on connaît les couleurs éclatantes qui se mêlent à celles non moins vives des [Polypiers et empêchent souvent de reconnaître à première vue la présence

de la Tridacne. Ces animaux sont exclusivement littoraux, vivant, soit dans la zone de balancement des marées, soit dans celle qui la suit immédiatement, n'étant recouverts en tous cas d'une façon permanente que par une mince épaisseur d'eau.

Au point de vue morphogénique il est parmi ces conditions d'existence un fait capital à retenir, c'est qu'au lieu de vivre agglomérées en bouquets comme les *Mytilus* et souvent les *Dreyssensia*, les Tridacnes vivent isolées. Cette circonstance, à laquelle vient s'ajouter le grand poids de l'animal, permet, il me semble, d'expliquer la forme particulière des Tridacnes qui sont en somme des formes mytilimorphes étalées, écrasées sous leur propre masse. En effet, comme il a déjà été dit plus haut, si l'on compare une *Tridacna* à un *Mytilus*, on voit que le premier de ces mytilimorphes diffère du second, par l'accroissement de ses diamètres dorso-ventraux et latéraux et la réduction de son diamètre antéro-postérieur. Autrement dit, les dimensions horizontales de l'animal ont augmenté par rapport à ses dimensions verticales qui, elles, ont diminué. Quant à l'angle de mytilisation, il s'est ouvert de plus en plus et atteint en moyenne chez la *Tridacna elongata* Lmck. adulte par exemple la valeur de 150°.

Ce processus d'étalement peut être suivi très facilement sur un seul et même individu par la seule inspection des stries d'accroissement de la coquille. La jeune *Tridacna elongata*, Lmck. de deux centimètres de long par exemple dans ses plus grandes dimensions (diamètre dorso-ventral), est très aplatie d'un côté à l'autre par rapport à sa dimension antéro-postérieure, elle est également plus courte dorso-ventralement et son angle de mytilisation très voisin de celui du *Byssocardium* (90°) ne dépasse pas 100° ou 105°. A mesure que l'animal grandit les diamètres horizontaux augmentent de plus en plus par rapport aux diamètres verticaux et l'angle de mytilisation atteint 150° chez un animal de 15 centimètres (dimension dorso-ventrale). Chez les formes de plus grande taille, *Tridacna gigas* Linn. par exemple (voir les exemplaires de Saint-Sulpice du Muséum et de l'École des Mines), le poids augmentant, l'étalement augmente dans un même rapport, l'angle de mytilisation atteint deux droits et le byssus devenu inutile disparaît.

A cet étalement doit encore être rattaché l'écartement des deux branchies, et leur forme spéciale en bourrelets. Enfin il reste à citer le fait que comme les Arches, les Tridacnes ont un byssus compact qui semble prendre cet aspect par le fait de l'immobilité de l'animal maintenu en place par sa forme, son propre poids et les Polypiers qui l'entourent.

Il est également facile de passer de la Tridacne à l'*Hippopus*.

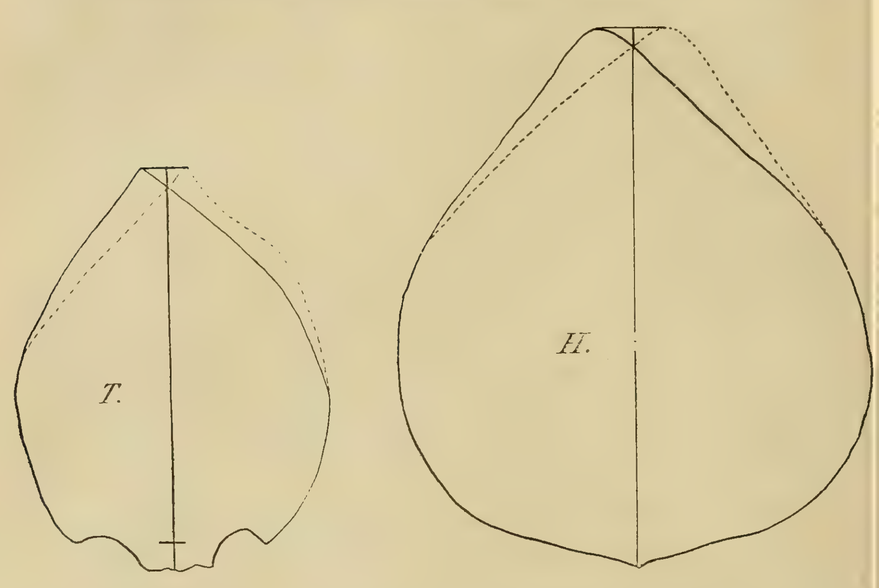


Fig. 22. — Coupes coronales médianes de moules internes artificiels. — T, de *Tridacna elongata* Lmck. ; H, d'*Hippopus maculatus* Lmck. adultes.

L'*Hippopus* est en effet un Tridacnidé dans lequel les dimensions horizontales ont augmenté encore plus que chez les *Tridacna* par rapport aux dimensions verticales.

En effet, si on appelle I indice bilatéral, le rapport de l'épaisseur bilatérale maximum à la longueur antéro-postérieure maximum (dimension verticale),

$$I = \frac{\text{épaisseur} \times 100}{\text{longueur antéro-postérieure}}$$

on voit que cet indice est de 79 chez la *Tridacna elongata* Lmck. et de 88 chez l'*Hippopus maculatus* Lmck. De même si l'on désigne sous le nom d'indice dorso-ventral, le

rapport de la dimension dorso-ventrale à la même longueur antéro-postérieure,

$$\text{I}' = \frac{\text{dimension dorso-ventrale} \times 100}{\text{longueur antéro-postérieure}}$$

on voit que cet indice est de 207,52 chez la *Tridacna elongata* Lmck. en moyenne, alors qu'il est de 157,38 chez l'*Hippopus maculatus* Lmck. Les *Hippopus* diffèrent encore des Tridacnes par l'étendue de leur angle de mytilisation qui, chez l'*Hippopus maculatus* Lmck. adulte, atteint en moyenne 160°.

Enfin, une dernière différence entre les *Hippopus* et les Tridacnes est, qu'alors que les seconds ont un byssus, les premiers n'en n'ont plus. Il est aisé de déduire de l'ensemble de ces caractères que les *Hippopus* sont en somme des Tridacnidés chez lesquels l'étalement, dont on peut suivre par les stries d'accroissement les différents stades sur la coquille, est plus accentué encore que chez les Tridacnes; chez ces animaux à base si élargie, le byssus n'ayant plus raison d'être comme organe de fixation a disparu. Les *Hippopus* sont donc actuellement le terme ultime de la série des *Cardiidæ* anisomyaires.

Avant de clore la question des Anisomyaires, il convient de s'arrêter un instant sur un type tout à fait spécial et peu connu, qui me semble devoir être classé parmi eux; je veux dire le genre *Bartlettia*.

Cet animal, que l'on rencontre uniquement dans les rivières d'Amérique du Sud, semble indubitablement appartenir au groupe des *Unionidæ* ainsi d'ailleurs que les Æthéries africaines dont il a été question un peu plus haut. Comme les Æthéries, il est fixé, mais la zone de fixation, au lieu d'occuper toute la surface de l'une des valves, est limitée à la région qui répond à l'insertion du muscle adducteur antérieur. L'impression de ce muscle sur la valve est d'ailleurs infiniment plus réduite que celle du muscle adducteur postérieur, c'est ce qui me fait ranger la *Bartlettia* parmi les Anisomyaires. Il semblerait que la partie libre du corps de l'animal se soit épanouie en quelque sorte au-dessus de la zone de fixation très limitée, qui par le fait de la fixation même, s'est arrondie. Peu à peu, il semble que l'épanouissement augmente, que la zone de fixation se rétrécit, la

partie qui relie l'animal au substratum faisant de même, de telle sorte que l'on arrive à une forme monomyaire, la *Mulleria* qui paraît fixée au bout d'un grêle pédoncule, répondant à la région antérieure de l'animal. Les *Bartlettia* sont donc ainsi des formes anisomyaires particulières donnant, elles aussi, comme les autres Anisomyaires, naissance à des Monomyaires également spéciaux, et par un processus tout différent du processus ordinaire qui fera l'objet du paragraphe suivant.

Quant aux *Chondrodonta* que Douvillé vient de nous faire connaître, elles semblent être également des Anisomyaires, peut-être des *Pinnidæ* fixés en position pleurothétique.

II

Monomyaires.

On doit considérer les Anisomyaires comme des types de transition faisant en quelque sorte le passage insensible des Diisomyaires aux Monomyaires (1). En effet, si les uns, comme certaines Cardites, *Cardita calyculata* Linn. par exemple, comme les *Hippopodium* et les *Modiola*, tendent manifestement vers les Diisomyaires, d'autres, comme les *Mytilus*, tendent, par la perte de leur muscle adducteur antérieur, à se rapprocher de plus en plus des Monomyaires. La forme Avicule dont les types les plus anciens (Voy. Bernard, *Traité de paléontologie*) possédaient encore un muscle adducteur antérieur, peut être considérée comme étant précisément à la limite de l'un et l'autre groupe.

Le groupe des *Monomyaires* comprend entre autres les familles et genre suivants :

Aviculidæ (2) et ses subdivisions.
Limidæ.
Pectinidæ.
Ostreidæ.
Anomiidæ.
Mulleria (famille des *Ætheriidæ*).

(1) Il semble en effet que les Monomyaires, à part certaines formes spéciales comme la Mullerie, dont l'évolution probable vient d'être indiquée, dérivent de formes Anisomyaires mytilimorphes.

(2) Il semble que les différentes tribus (*Vulsellinæ*, *Inoceraminæ*, *Ambonychinæ*, etc.) que l'on rattache en général aux Avicules, doivent en être éloignées. Dans un mémoire ultérieur je compte revenir sur cette question.

Comme on le voit, dans le groupe des Monomyaires plusieurs phylums se trouvent représentés tout comme dans le groupe des Dimyaires. Les Mulleries, en effet, ne sont que des *Unionidæ* à un seul muscle, et, sans qu'on puisse déterminer actuellement d'une façon certaine le phylum auquel doivent être rattachées les Avicules et les Huîtres, il semble qu'il ne faille pas, en raison de la constitution spéciale de leur branchie, leur attribuer la même origine qu'aux Pectens, aux Spondyles, aux Anomies et aux Placunes qui semblent plutôt devoir comme les Moules, et, en raison de la constitution très simple de leurs organes respiratoires, être rapprochées des Acéphales filibranches, par conséquent plus primitifs. Ainsi que l'a déjà fait remarquer Pelseneer [91], les Monomyaires sont donc incontestablement polyphylétiques.

Les caractères communs des Monomyaires sont les suivants : d'abord, comme leur nom l'indique, ils ne possèdent plus qu'un seul muscle adducteur qui est toujours l'adducteur postérieur, lequel tend constamment à se rapprocher du centre de figure de la coquille. Il en est encore loin chez l'Avicule, s'en rapproche chez l'Huître et l'atteint tout à fait chez la Placune. De plus, chez les Monomyaires, la forme générale tend à devenir plus ou moins arrondie, le profil coronal à s'aplatir, l'intestin à s'éloigner du cœur et à passer dorsalement par rapport à lui, comme chez l'Huître par exemple; le ligament à se réduire et à limiter sa présence à la région médiane de la charnière; les branchies se trouvent être généralement plissées, qu'elles soient filamenteuses ou treillagées. Jamais il n'y a de siphons (1), et l'impression palléale est dépourvue de sinus. Les Monomyaires les moins évolués, c'est-à-dire ceux qui se rapprochent le plus de la forme anisomyaire, possèdent encore un byssus, organe caractéristique de ce groupe (Avicules et certains *Pectinidæ* tels que le *Pecten varius* Linn. et le *Pecten opercularis* Linn.). Ils le perdent bientôt et deviennent alors les uns libres (*Pecten maximus* Linn.), les autres fixés (Huîtres).

Les Diisomyaires, on l'a vu, sont les uns euthétiques, les autres

(1) S'il existait des Monomyaires dérivant de formes dimyaires céphalothétiques de la 3e catégorie, ils posséderaient évidemment des siphons rudimentaires et le fait n'aurait rien qui doive étonner.

pleurothétiques; les Dianisomyaires sont tous euthétiques; quant aux Monomyaires, ils sont tous pleurothétiques. Chez la plupart d'entre eux, le pleurothétisme est franc et continuel (*Ostreidæ*); chez d'autres, comme les Avicules et les *Pectinidæ* à byssus, le pleurothétisme tend seulement à s'établir. On peut dire qu'il est intermittent.

Il est intéressant de voir, comment les types monomyaires, possédant les caractères convergents qui viennent d'être signalés, ont pu s'établir et comment ces types une fois constitués ont pu acquérir leurs caractères fondamentaux.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur une coupe sagittale de *Mytilus edulis* Linn., pour voir immédiatement la disposition du ligament et des muscles adducteurs : d'une part, la partie fibreuse dorsale du ligament qui commence au même point en avant que la partie élastique s'étend beaucoup plus loin en arrière ; d'autre part, des deux muscles, l'un, le plus considérable, le muscle postérieur, se trouve situé en dehors des limites de la charnière en *p*; l'autre, l'antérieur, très réduit est en *a*. La fermeture s'opère, comme l'on sait, par la contraction des muscles, et l'ouverture par l'action, quelle qu'elle soit d'ailleurs, du ligament. Supposons, pour la commodité de l'explication, l'animal maintenu immobile et fixé par une de ses valves. La valve supérieure peut être considérée comme un bras de levier dans lequel le point d'appui est au milieu du ligament fibreux, la résistance au milieu du ligament élastique, et la puissance quelque part entre *p* et *a* en un point très voisin de *p*, puisque *a* est pour ainsi dire négligeable par rapport à *p* en raison de sa petite taille et de son rapprochement du point d'appui.

La fermeture, ou rapprochement des valves, se produit donc sous l'influence d'une force F, dirigée de haut en bas et représentant la somme des deux muscles, à laquelle s'oppose la force R (force expansive du ligament) dirigée de bas en haut.

Si on remarque la disposition respective des trois points, (point d'appui, résistance et puissance), on voit qu'ils ne sont pas sur la même ligne, le point marquant la résistance étant rejeté en avant de *xy*.

Il résulte de cette disposition des muscles et du ligament qu'il

doit se passer au moment du rapprochement des valves chez le *Mytilus edulis* Linn., ainsi que chez tout autre Anisomyaire mytilimorphe, puisque le ligament élastique se termine toujours moins loin en arrière que le ligament fibreux, un mouvement de bascule (très peu accentué il est vrai mais cependant suffisant pour avoir un effet morphogénique) de chacune des valves suivant lequel les extrémités postérieures s'abaissent, c'est-à-dire se pressent l'une contre l'autre, pendant que les extrémités antérieures s'élèvent, c'est-à-dire s'écartent. Pour qu'il n'y ait pas de mouvement de bascule il faudrait que les trois points soient en ligne droite suivant *xy*. Voyons si l'expérience directe confirme les données de la théorie.

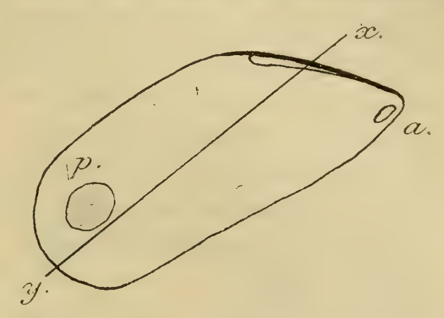


Fig. 23. — Schéma destiné à expliquer les mouvements des valves chez le *Mytilus edulis* Linn.. — *a*, muscle adducteur antérieur; *p*, muscle adducteur postérieur; *xy*, ligne indiquant la direction du bras de levier.

A l'aide du dispositif décrit au chapitre II, j'ai pu inscrire les mouvements d'ouverture et de fermeture des valves chez le *Mytilus edulis* Linn., en ayant soin naturellement de placer la tige inscriptrice le plus loin possible du lieu où je supposais passer l'axe dorso-ventral de ce mouvement de bascule. Au début de l'expérience, les valves sont coaptées, puis l'animal, ne se sentant plus inquiété, relâche peu à peu ses muscles, les valves s'écartent et le stylet décrit une ligne. Si, lorsqu'il est arrivé en un certain point, on touche le bord du manteau en quelque région que ce soit, ou même si l'animal rapproche spontanément ses valves, le stylet décrit une autre ligne qui ne coïncide pas avec la ligne d'ouverture, mais se trouve toujours, si l'animal est sain et vigoureux, située postérieurement par rapport à elle (Voy. III et IV, fig. 31). Au moment de la fermeture, chacune des valves accomplit donc un mouvement de rotation (si léger, qu'imperceptible à l'œil il n'en existe pas moins), et, l'expérience confirme la théorie. Suivant les cas, la boucle est plus ou moins ouverte, mais elle existe toujours

pourvu que la tige inscriptrice n'ait pas été posée sur le passage de l'axe même de rotation. Le résultat de ce mouvement de rotation si léger est aisé à se figurer : les parties les plus antérieures de la coquille tendent sans cesse à s'écarter l'une de l'autre, de telle sorte que le ligament tend de moins en moins à exister dans sa région antérieure, sa partie élastique s'amincissant de plus en plus en avant, s'épaississant au contraire de plus en plus en arrière, ce qui a pour effet de rapprocher la résistance de la ligne *xy*. D'autre part, le développement du muscle antérieur devient de plus en plus difficile, et, l'animal passe donc en un mot insensiblement de la forme mytilimorphe à la forme aviculimorphe, perdant ainsi tout son prolongement antérieur et tendant déjà, et par ce seul fait, à s'arrondir.

Ainsi donc, on le voit, le mode de rapprochement des valves peut dans une large mesure contribuer à expliquer le passage de la forme anisomyaire à la forme monomyaire. D'autres causes encore, d'ailleurs, peuvent être invoquées comme concourant aux mêmes effets : c'est d'abord ce fait, sur lequel, Jackson (91) et Sharp (88) ont attiré déjà l'attention, que par sa position même et la brièveté de son bras de levier, le muscle adducteur antérieur joue un rôle à peu près insignifiant dans l'acte de rapprochement des valves et le maintien de leur coaptation ; son peu d'importance fonctionnelle est donc encore pour lui un motif de disparition. Enfin, la pression réciproque des Mytilimorphes suivant leur région antérieure, conséquence de leur genre de vie, peut aussi dans une certaine mesure être invoquée comme facteur déterminant de leur transformation en Monomyaires.

Le type Monomyaire, une fois constitué ainsi, acquiert un certain nombre de caractères secondaires. C'est d'abord le rapprochement du muscle adducteur postérieur devenu unique du centre de figure de la coquille. Cette situation du muscle unique est, on le conçoit, éminemment favorable au fonctionnement des valves, puisque dans le levier formé par une des valves, mobile sur l'autre, elle met en ligne droite le point d'appui, la résistance et la puissance. Mais le fait qu'une disposition est favorable à l'existence ne peut servir à expliquer son

apparition; quels sont donc les facteurs mécaniques qui l'ont produite.

Si, par le procédé qui m'a servi à étudier le mode de rapprochement des valves chez le *Mytilus edulis* Linn., on l'étudie chez un Monomyaire tel que l'*Ostrea edulis* Linn. ou le *Pecten maximus* Linn. par exemple, on s'aperçoit que les choses se passent sensiblement de la même façon que chez les Anisomyaires. Reprenons, en effet, en l'appliquant aux Monomyaires, la démonstration de tout à l'heure.

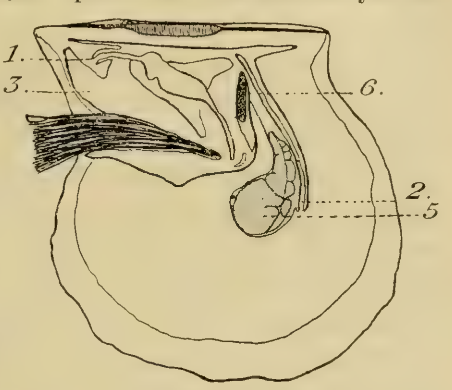


Fig. 24. — Coupe sagittale d'*Avicula radiata* Desh. — 1, bouche; 2, anus; 3, pied en dessous duquel est le byssus; 5, muscle adducteur postérieur; 6, cœur.

Chez le *Pecten maximus* Linn., par exemple, la fermeture des valves et leur maintien en coaptation s'effectuent par la contraction du muscle unique situé légèrement en dehors du centre de figure de la coquille; l'ouverture se produit par le fait de la résistance à l'écrasement du ligament élastique, lorsque la partie lisse du muscle adducteur a relâché sa contraction.

Or, chez cet animal le ligament est constitué de la façon suivante : d'abord, s'étendant tout le long du bord droit de la charnière, est un ligament fibreux qui relie les deux valves; dans le levier constitué par la valve mobile, c'est lui qui constitue le point fixe. Outre le ligament fibreux, existe le ligament élastique qui, par sa force expansive, soulève la valve operculaire chaque fois que par sa contraction le muscle adducteur ne s'y oppose pas.

Au moment de la fermeture, la valve libre du *Pecten maximus* Linn. est donc sollicitée à s'abaisser par une force M représentant le muscle adducteur unique. Là encore le point E (résistance) est en avant de FM et il doit en résulter une légère rotation autour de l'axe dorso-ventral (1) (Voy. fig. 25).

(1) Pour la simplicité de la démonstration, il n'est pas tenu compte du poids de la valve.

Comme pour le *Mytilus edulis* Linn. l'expérience directe confirme la conception théorique (Voy. fig. 31. VI). Chez l'*Ostrea edulis* Linn. les choses se passent de la même façon quoique la rotation soit moins accusée (Voy. fig. 31. V), et, bien que je n'en aie pas fait l'expérience pour tous les Monomyaires, il paraît évident que tous ceux qui sont construits sur le type du *Pecten* doivent présenter la même particularité physiologique.

En supposant donc un Monomyaire quelconque fixé par une de ses valves, l'autre valve sera seule mobile et constituera au moment de la fermeture un levier dont le point fixe sera au milieu du ligament fibreux, la résistance au milieu du ligament élastique et la force en M (muscle). Par le fait de l'existence du mouvement de rotation se produisant au moment de la fermeture, le ligament élastique tendra de plus en plus à ne pas se développer dans sa partie antérieure, où les valves tendent toujours à s écarter et, au contraire, à se développer uniquement dans les régions où cet écartement est le moindre ou même n'existe pas, c'est-à-dire à se rapprocher de l'axe de rotation ; il résulte de tout ceci une tendance manifeste des trois points F, E, M à se mettre en ligne droite. Cet idéal une fois réalisé, il ne peut plus y avoir de mouvement de rotation, par conséquent plus d'écartement latéral des valves s'opposant au développement du ligament. La boucle tracée par le stylet inscripteur, dans mon expérience, est d'autant moins ouverte que l'alignement est plus près d'être réalisé : chez l'Huître elle est plus fermée encore que chez le *Pecten maximus* Linn..

Ce ne semble donc pas être en réalité — et je ne saurais trop insister là-dessus — le muscle qui se déplace pour s'aligner avec les deux parties du ligament, mais le ligament élastique qui se déplace pour s'aligner avec le muscle et le ligament fibreux. Cette tendance est très manifeste chez le *Pecten maximus* Linn. chez lequel, comme pour réaliser cet alignement, le ligament prend souvent une position oblique en arrière.

De plus, au cours de la monomyairisation, les parties antérieures de l'animal ont été peu à peu et en quelque sorte chassées en arrière, et le muscle s'est, de par ce fait, trouvé entouré et paraît être finalement sensiblement au centre de la coquille.

Même lorsqu'ils vivent agglomérés comme les Vulselles, les Monomyaires ne peuvent, en raison de leur forme déjà tant soit peu arrondie, former des bouquets analogues à ceux que constituent les *Mytilus* et certaines *Dreyssensia*; il en résulte qu'ils ne peuvent, comme ces animaux qui se soutiennent en quelque sorte les uns les autres, vivre en céphalothétisme et qu'ils tombent de toute nécessité sur une de leurs valves affectant la

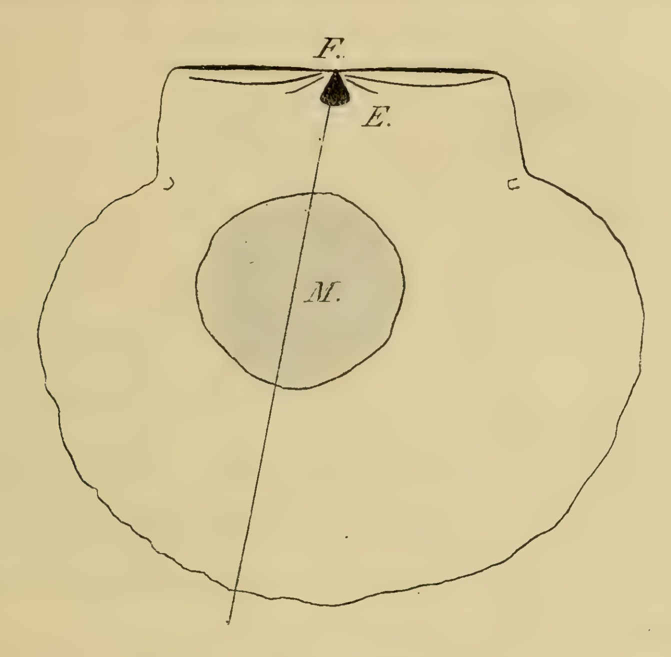


Fig. 25. — Schéma destiné à montrer la marche de la monomyairisation (*Pecten maximus* Linn.) — F, ligament fibreux; E, ligament élastique; M, muscle adducteur postérieur.

position pleurothétique. De cet habitus pleurothétique résulte l'apparition d'un certain nombre de caractères. D'abord, par le fait de la position pleurothétique, le byssus qui, lui, reste attaché au substratum horizontal, creuse en quelque sorte son sillon, sa trace, son passage sur la valve devenue inférieure, sur laquelle on peut voir, chez les *Aviculidæ* et les *Pectinidæ* à byssus, une encoche très nette et très caractéristique qui n'existe pas sur l'autre valve. Puis, sur les Monomyaires plus évolués, le byssus devenu inutile, disparaît et, avec lui, le dernier vestige de l'adaptation anisomyaire.

De plus, comme chez les Diisomyaires pleurothétiques, la symétrie coronale tend, pour les mêmes raisons, à remplacer la symétrie sagittale : les deux valves s'éloignent morphologiquement l'une de l'autre ; chez l'*Avicula radiata* Desh., l'une, la supérieure, la gauche est toujours plus bombée que l'inférieure. La même particularité peut être constatée, plus accentuée même, chez le *Pecten opercularis* Linn. et le *Pecten varius* Linn. qui présentent aussi un aplatissement d'une des valves, l'inférieure, c'est-à-dire celle qui porte l'échancrure byssale. Tout en réalité se passe comme si l'animal, sans cesse secoué par les vagues au bout de son byssus, retombait au moment du calme sur une de ses valves, laquelle prendrait, au cours de son développement, par le fait de la pression sur le sol, une forme aplatie. Avec l'aplatissement de la valve droite se produit naturellement, chez l'Avicule et les autres Monomyaires les moins évolués, l'aplatissement de toute la partie droite du corps, laquelle se traduit par la réduction progressive de tout l'appareil musculaire de ce côté. Ce processus de réduction de l'appareil musculaire peut être aisément suivi dans la série des Monomyaires.

Prenons comme point de départ un Anisomyaire typique, bien symétrique par rapport à son plan sagittal, le *Mytilus edulis* Linn. par exemple. Si l'on ne tient pas compte des muscles du manteau, on peut voir qu'il existe chez ces animaux les muscles suivants :

1 adducteur antérieur.
1 — postérieur.
2 rétracteurs antérieurs du pied.
2 — postérieurs du pied.
2 — du byssus.

Ces muscles sont, comme tous les autres organes de l'animal d'ailleurs, symétriques par rapport au plan sagittal (Voy. fig. 26, I).

Chez l'*Avicula radiata* Desh (fig. 26, II) la disposition est sensiblement la même, avec cette différence que l'adducteur antérieur est absent (passage à la monomyairie), que les rétracteurs du byssus sont réduits et plus ou moins confondus avec les rétracteurs postérieurs du pied (disparition progressive du byssus en rapport avec le pleurothétisme des Monomyaires) et enfin que le rétracteur antérieur du pied du côté de la valve la

plus aplatie est complètement atrophié, transformé en tissu fibreux (Voy. fig. 26).

Chez le *Pecten opercularis* Linn. (fig. 26, III) la régression est encore plus marquée; avec le byssus, les rétracteurs

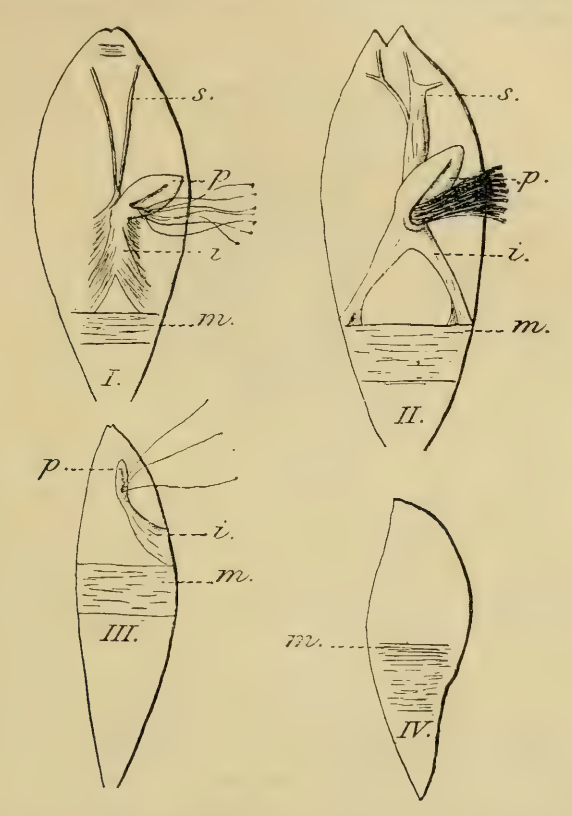


Fig. 26. — Régression de l'appareil musculaire chez les Monomyaires sous l'influence du pleurothétisme. — I, *Mytilus edulis* Linn.; II, *Avicula radiata* Desh. III, *Pecten opercularis* Linn.; IV, *Ostrea edulis* Linn.: *p*, pied; *m*, muscle adducteur postérieur; *s*, rétracteur supérieur; *i*, rétracteur inférieur.

du byssus et les rétracteurs du pied ont complètement disparu. Des rétracteurs postérieurs, celui-là seul correspondant à la valve supérieure existe encore; c'est, nous dit Jackson (90), parce qu'il se trouve être dans le plan de traction (Voy. fig. 26).

Chez l'*Ostrea edulis* Linn. (fig. 26, IV) enfin, où le pleurothétisme a atteint son maximum de caractérisation, et où la fixation existe, le pied et le byssus ont complètement

disparu et avec eux toute leur musculature; le muscle adducteur postérieur reste seul.

Il a été dit un peu plus haut comment, par le fait seul de la monomyairisation, la forme arrondie tend déjà à s'établir. Une autre circonstance peut amener l'arrondissement à un état de

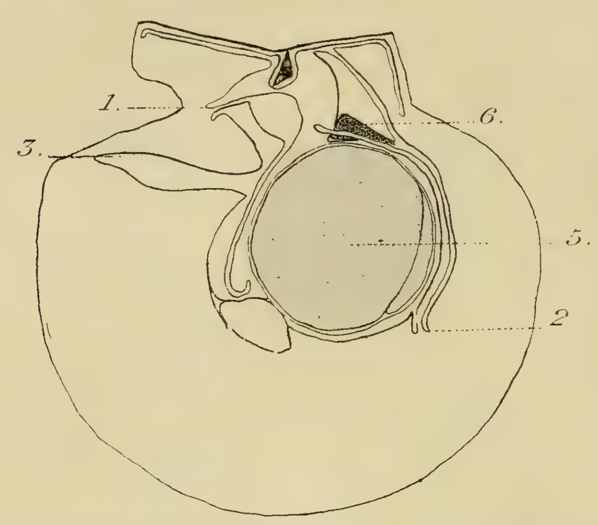


Fig. 27. — Coupe sagittale de *Pecten opercularis* Linn. — 1, bouche; 2, anus; 3, pied (la coupe n'a pas passé par le byssus); 5, muscle adducteur postérieur; 6, cœur.

perfection plus grande, et continuer ainsi, en quelque sorte, l'œuvre morphogénique de la monomyairisation, c'est la fixation qui se produit pour certaines formes, comme les Huîtres et les Spondyles par exemple. Chez les Monomyaires la fixation pleurothétique tend à amener l'arrondissement pour les mêmes causes que chez les Dymiaires, et cet arrondissement, poussé dans ses dernières limites, entraîne aussi les mêmes modifications organiques : c'est ainsi que la branchie se plisse, quelle que soit d'ailleurs sa structure (Huître, Mullérie), que le cœur se projette ventralement par rapport à l'intestin qui ne le traverse plus.

Comme chez les Dymiaires aussi, outre l'arrondissement, la fixation pleurothétique entraîne l'aplatissement de la valve devenue supérieure, qu'on appelle pour ce fait operculaire, et le creusement de la valve devenue inférieure (Voy. Edm. Perrier (04).

En résumé, donc, les Monomyaires sont tous pleurothétiques et possèdent de ce fait une symétrie coronale. Au point de vue de leur adaptation ils peuvent être divisés en trois catégories :

Les byssifères (semblant être les formes primitives et de passage avec les anisomyaires).
Les libres } semblant dériver des premiers.
Les fixés }

Les *byssifères* possèdent, comme leur nom l'indique, un byssus qu'ils tiennent de leurs ancêtres dianisomyaires, et chez

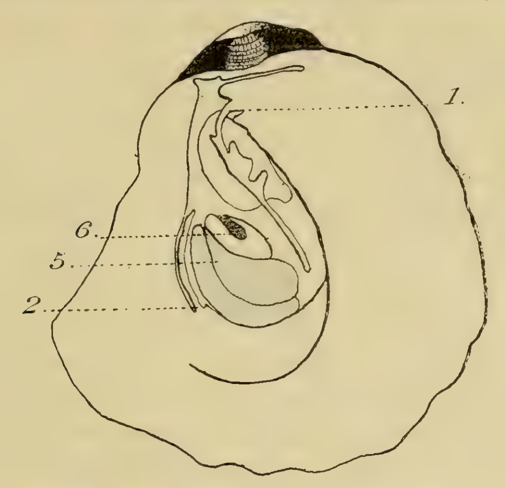


Fig. 28. — Coupe sagittale d'*Ostrea edulis* Linn.. — 1, bouche ; 2, anus ; 5, muscle adducteur postérieur ; 6, cœur.

eux c'est la valve inférieure qui est aplatie par la pression sur le sol auquel le byssus l'accole. Le muscle est encore éloigné du centre de figure de la coquille.

Chez les *libres* et les *fixés*, c'est la valve supérieure qui est aplatie ; la valve inférieure se creuse, au contraire, le byssus n'étant plus là pour l'accoler au sol et en maintenir rapproché le bord libre. Comme chez les Dimyaires fixés en pleurothétisme, cette modification est vraisemblablement, comme l'a expliqué Edm. Perrier (04) sous la dépendance de l'action indirecte de la pesanteur agissant sur la masse des organes. Le muscle unique est sensiblement rapproché du centre de figure de la coquille.

Les formes libres et les formes fixées dérivent vraisemblablement de formes byssifères ayant perdu leur byssus.

Il est, parmi les Monomyaires, un phylum éminemment intéressant, dont l'évolution semble avoir été toute différente de celle des autres Acéphales du groupe et qui mérite, de ce fait, une mention toute particulière, c'est celui des *Anomiidæ*.

Les *Anomiidæ* sont, comme on le sait, des Monomyaires filibranches qui présentent une structure de branchie extrêmement primitive. Ils possèdent un byssus, devenu souvent pierreux, extrêmement solide, et qui, passant par un orifice de la valve inférieure, s'attache sur des coquilles d'autres Acéphales, très souvent sur nos côtes sur celles du *Pecten maximus* Linn.. Leur valve aplatie est la valve inférieure, comme chez les Monomyaires byssifères d'ailleurs, les Avicules et les Pectens à byssus. On comprend aisément comment l'application de l'animal au substratum, par son byssus, peut amener cet aplatissement au cours du développement. L'organisation étrange des Anomies semblait une énigme à tous les zoologistes, lorsque M. de Lacaze-Duthiers (54) fit paraître son remarquable mémoire dans lequel il explique si nettement leur morphologie. En se développant, la coquille entoure peu à peu de ses couches calcaires successives le byssus qui, à un certain moment, semble sortir par un orifice percé dans la valve.

Comment se fait-il que les Anomies n'aient pas perdu leur byssus pour les mêmes raisons que les autres Monomyaires? La chose semble pouvoir s'expliquer par ce fait, que les Anomies s'attachent, comme on le sait, très souvent sur les valves operculaires de *Pecten maximus* Linn.. Ces derniers exécutent des mouvements très violents; dans ces conditions, la persistance du byssus était utile, pour ne pas dire indispensable, et on peut concevoir que, afin de ne pas être détachée et lancée au loin, à chaque mouvement de son hôte, l'Anomie ait augmenté peu à peu sa sécrétion byssale dont le produit aurait pris une consistance particulière. En se développant, la coquille ayant, comme chez tous les animaux fixés, la tendance à prendre la forme arrondie que l'on sait, aurait contourné et entouré le byssus de ses zones calcaires, et ainsi se serait établie la disposition que de Lacaze-Duthiers a si bien mise en lumière.

Mais, supposons que certaines *Anomiidæ* aient cessé de vivre sur le *Pecten maximus* Linn. et autres animaux analogues, et

se soient fixés à un autre substratum, un rocher, par exemple. Dans ces conditions le byssus devenait inutile, l'animal reposant suffisamment par l'une de ses valves, et ne devait pas tarder à entrer en régression. C'est ce que l'on constate d'ailleurs très bien chez les *Carolia* fossiles, chez lesquels on peut suivre l'oblitération progressive de l'orifice byssal de la valve inférieure et la régression des muscles rétracteurs du byssus. La régression de l'appareil byssal est complète chez la *Placuna* où les deux valves sont devenues semblables, la valve supérieure ayant perdu la convexité qui caractérise les *Anomiidæ*.

On peut donc établir, au point de vue de l'orifice byssal seul, la série suivante :

Forme Anomia.
|
Forme Carolia.
|
Forme Placuna (1).

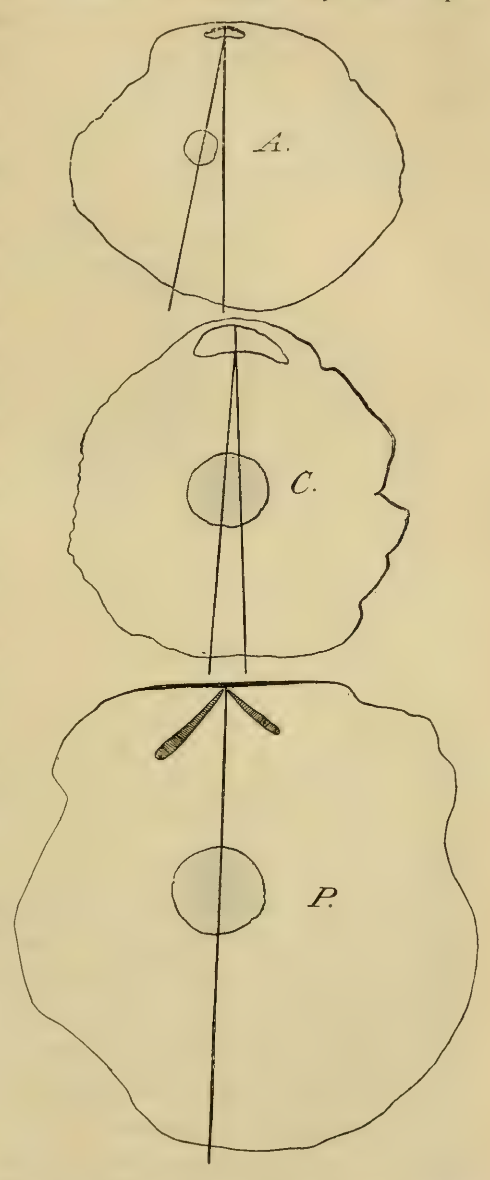


Fig. 29. — Figure destinée à montrer la progression du muscle adducteur vers le centre de figure de la coquille. — A, Anomie ; C, Carolie ; P, Placune. Le ligament fibreux est marqué par un trait plein, le ligament élastique par des hachures, le muscle par un grisé.

En même temps que la régression de l'appareil byssal se produit, le mus-

(1) Voy. particulièrement à ce sujet le travail de Fischer (80).

cle adducteur unique semble, comme dans toutes les autres séries de Monomyaires, se rapprocher de plus en plus du centre de figure de la coquille, et le phylum des *Anomiidæ* présente ceci de très particulier qu'il est le seul où, dans le genre *Placuna*, le centre de figure de la coquille est mathématiquement atteint par le muscle adducteur unique. Chez les *Placuna*,

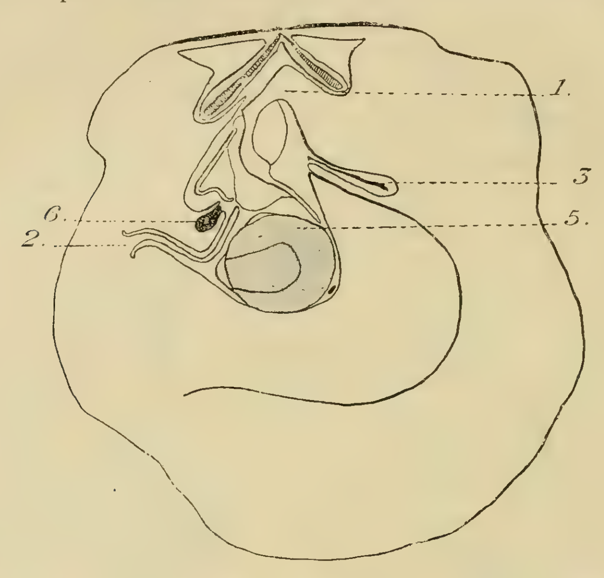


Fig. 30. — Coupe sagittale de *Placuna sella* Lmck. — 1, bouche; 2, anus; 3, pied 5, muscle adducteur postérieur; 6, cœur.

les trois points (appui, résistance, puissance) sont en ligne droite et il est curieux de suivre les modifications subies par le ligament par le fait de l'établissement de cet état de choses particulier. Chez l'Anomie, le muscle adducteur est encore loin du centre de figure de la coquille, et le ligament a une forme allongée et très légèrement courbe. Chez la Carolie le muscle adducteur s'est rapproché du centre de figure de la coquille, et le ligament prend la forme très nette d'un croissant à concavité ventrale. Enfin, chez la Placune, le muscle adducteur a atteint le centre de figure et le ligament est nettement divisé en deux parties situées chacune de part et d'autre du muscle (Voy. fig. 29). Cette disposition me semble facile à expliquer par l'écrasement s'exerçant toujours au même endroit que doit produire la contraction du muscle unique. C'est un exemple

de l'adaptation à la compression, analogue à ceux que j'ai

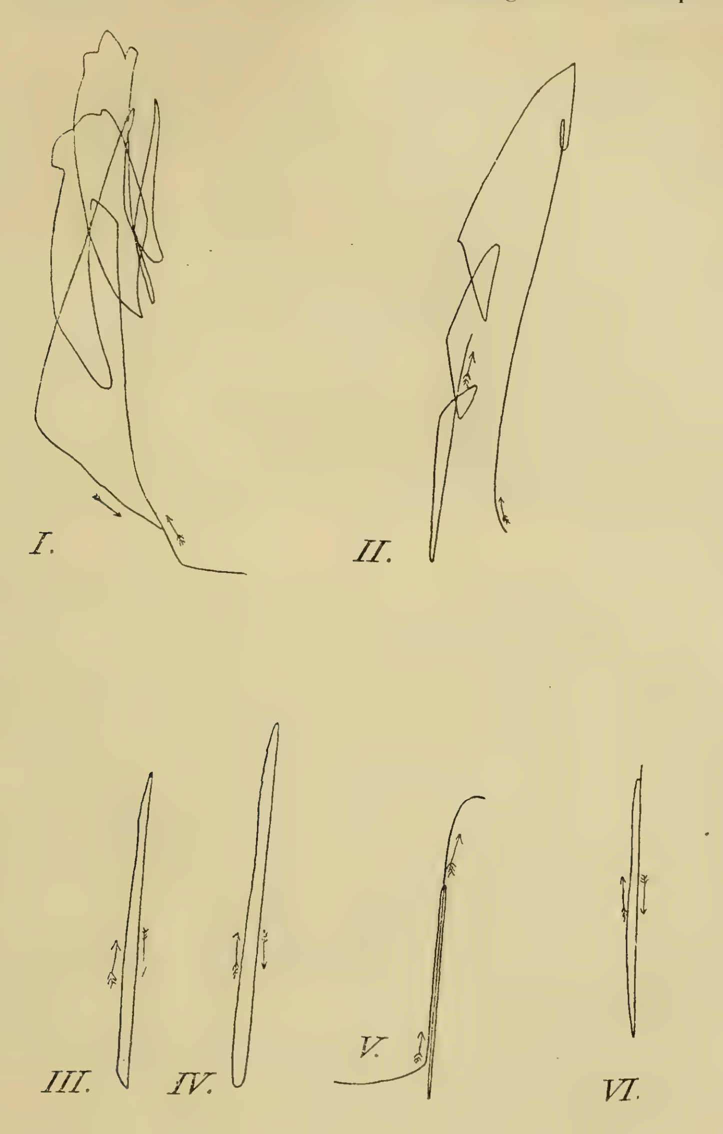


Fig. 31. — Tracés des mouvements d'ouverture et de fermeture des Acéphales suivants. — I, *Psammobia*; II, *Lutraria elliptica* Lmck.: III et IV, *Mytilus edulis* Linn; V, *Ostrea edulis* Linn.; VI, *Pecten maximus* Linn.. La flèche qui monte indique l'ouverture et celle qui descend la fermeture; agrandis du double.

mis en lumière à propos de la morphogénie des muscles des Vertébrés.

La Placune, par sa forme parfaitement arrondie, son muscle exactement central, son double ligament, est donc la forme la plus évoluée des Monomyaires, celle qui, en quelque sorte, clôt la série. C'est le type schématique, parfait en quelque sorte, des Monomyaires, comme le *Pectunculus* que nous avons trouvé au début de la série des Acéphales est le type parfait et schématique des Dimyaires, et il est curieux de comparer l'un à l'autre ces deux types simples, tous deux de forme arrondie, l'un qui ouvre la série et l'autre qui la ferme.

Chez le *Pectunculus*, les deux muscles adducteurs sont égaux et la résultante (F) des deux forces qu'ils représentent se trouve être exactement sur la ligne passant par l'appui et la résistance.

Là aussi les trois points sont donc en ligne ; l'inscription du mouvement de fermeture est un simple trait, le tylet passant, au retour, par le même chemin qu'à l'aller. Il n'y a pas de rotation des valves.

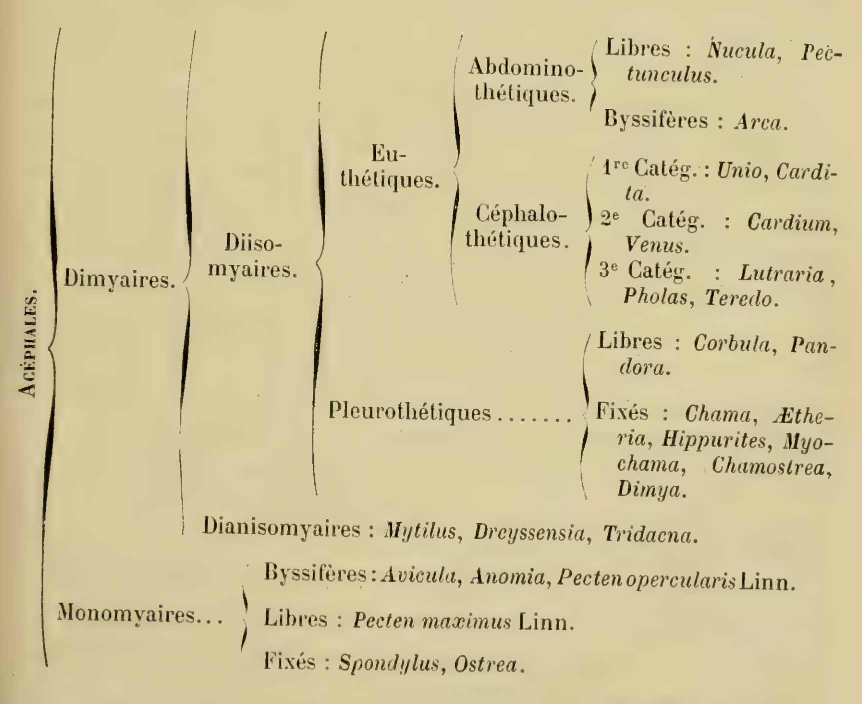
Chez le second, la Placune, il n'y a qu'un seul muscle adducteur, mais, par contre, il y a deux ligaments dont la résultante tomberait également sur la ligne déjà nommée, et les trois points sont encore ici en ligne droite. Il semble évident que si j'avais pu étudier le mode de fermeture de la Placune, je n'y aurais pas plus trouvé de rotation des valves que chez le *Pectunculus*.

Enfin, comme type éminemment spécial dans le groupe des Monomyaires, il convient de citer encore les Mulleries. Ce semble être des Monomyaires qui, par une exception qui m'a paru unique, dériveraient de formes anisomyaires qui le seraient devenues, non par le fait de la présence d'un byssus, comme c'est le cas général, mais par le fait d'une fixation pleurothétique étroitement limitée à la région antérieure. Leur morphogénie possible a été exposée au paragraphe des Dianisomyaires, je n'y reviendrai pas.

En terminant cette trop longue introduction à l'étude de la morphogénie des Mollusques Acéphales, il me semble indispensable de bien mettre, une fois pour toutes, le lecteur en garde contre une erreur d'interprétation possible et qui consisterait à regarder comme des faits acquis toutes les hypothèses qui ont été émises ici pour essayer de donner une idée de la façon dont ces formes diverses ont pu se constituer. Je crois

aussi devoir le prévenir que cette étude générale que je viens de tenter de faire est encore loin d'être complète et ne doit point être considérée comme telle ; bien des points de détail ont été laissés à dessein dans l'ombre, afin qu'en soient plus nettes les grandes lignes de l'évolution du groupe telle que je la comprends, et bien des animaux, bien des types d'organisation spéciaux, ou n'ont pu, faute de documents, être examinés, ou, en raison de leurs particularités mêmes, ont été négligés. Cette introduction n'a donc pas la prétention d'être un exposé complet, c'est simplement un ensemble d'indications qui m'ont semblé importantes.

Enfin, j'ai cru bien faire en résumant dans un tableau synoptique qui n'a, comme je l'ai déjà dit, rien de commun avec une classification systématique, les différents types d'organisation d'Acéphales envisagés indépendamment de leurs affinités.



J'ai, de plus, essayé d'appliquer à la connaissance de la phylogénie les notions morphogéniques précédemment acquises, d'esquisser la marche de l'évolution possible du groupe des

Acéphales, du moins des formes principales de ce groupe, de celles que j'ai pu étudier au point de vue spécial auquel je me suis placé.

Les animaux primitifs abdominothétiques qui paraissent avoir été les ancêtres de tous les Acéphales et qu'on peut se figurer comme des sortes de Nucules à pied vraiment reptateur, semblent s'être différenciés dans deux directions, celle des Nucules qui, tout en ayant conservé un grand nombre de caractères primitifs se sont adaptés à un mode de locomotion tout particulier dont il a été question plus haut, et celle des *Protarcidæ* qui, par la perte de leurs facultés de locomotion, ont vu leur pied diminuer de volume, leurs glandes pédieuses s'agglomérer et le produit de sécrétion de ces dernières se solidifier. Ces abdominothétiques devenus byssogènes semblent avoir évolué aussi dans deux sens différents, en faisant abstraction du phylum particulier des *Anomiidæ*, les Anisomyaires (*Mytilidæ*) et les Céphalothétiques chez lesquels le byssus est entré en régression. Toutefois l'on doit dire qu'entre ces *Protarcidæ* abdominothétiques et filibranches et les *Submytilacea* il y a un fossé profond. On ne connaît pas, en effet, ainsi que Pelseneer l'a, d'ailleurs, constaté pour la branchie, la forme de passage d'un groupe à l'autre : de la forme abdominothétique on passe immédiatement aux Céphalothétiques francs, des Filibranches les plus primitifs aux Eulamellibranches parfaits.

Certains types de ces Céphalothétiques ont donné naissance, soit à d'autres Anisomyaires chez lesquels le byssus s'est développé à nouveau (Tridacnes qui proviennent des *Cardium*), soit à des Pleurothétiques (Chames). Les Anisomyaires provenant directement des Euthétiques byssaux ont donné toute la série des Monomyaires, sauf un seul type, les *Mulleria* qui semblent, par une exception curieuse, provenir directement de formes fixées en pleurothétisme. Ces hypothèses concordent en grande partie avec celles que Pelseneer a émises au cours de ses remarquables travaux et auxquelles d'ailleurs il est arrivé par une voie toute différente.

DEUXIÈME PARTIE

Dans le précédent chapitre j'ai essayé d'esquisser les grandes lignes de la morphogénie probable des principaux types d'Acéphales. On a vu, brièvement exposé, comment sous l'action des causes extérieures ou du fonctionnement particulier de leurs organes, des animaux appartenant à des groupes naturels très différents ont pu converger vers des types d'organisation analogues. Reste maintenant pour chacun des différents groupes énumérés, à reprendre les choses avec plus de détails, en étudiant dans ce qu'elles peuvent avoir d'inédit et d'important pour le point de vue spécial auquel nous nous plaçons, la morphologie, l'embryogénie et la physiologie de chaque type, afin de pouvoir établir ainsi pour chacun d'eux, d'une façon précise et aussi complète que possible, les caractères de convergence et, autant que faire se pourra, les causes morphogéniques qui ont déterminé l'analogie de leurs formes.

J'ai choisi pour le moment le groupe des Acéphales diisomyaires actuels fixés en position pleurothétique.

On peut se demander pourquoi j'ai choisi pour cette étude ce groupe de préférence à tout autre. Les raisons déterminantes de ce choix ont été les suivantes : d'abord ces animaux sont, au point de vue morphologique (morphologie extérieure, anatomie, histologie), très peu connus, comme on le verra plus loin ; de plus, les conditions d'existence étant à peu de chose près identiques pour tous, on se trouve sans cesse en présence de faits de convergence remarquablement nets et absolument probants ; les causes morphogéniques sont également en ce qui les concerne relativement simples et faciles à mettre en évidence ; le fait que le groupe est très nettement circonscrit faisait encore qu'il se prêtait bien à une étude d'ensemble ; enfin

j'ai pensé que l'étude comparée de ces formes actuelles pouvait présenter un intérêt spécial pour les géologues et les paléontologistes, en leur fournissant des documents pour l'interprétation de l'organisation et la détermination des affinités des Rudistes qui ont tant d'importance pour eux.

J'avais d'abord songé à étudier le groupe des Dianisomyaires sur lesquels j'ai recueilli de très nombreux et très intéressants documents ; mais la tâche eût été trop longue pour faire l'objet d'un seul mémoire, et, j'ai dû y renoncer pour l'instant, me réservant de reprendre cette étude plus tard ; les faits de convergence en outre sont moins nets, et, le groupe est moins nettement limité présentant des transitions insensibles vers les Isomyaires par les Modioles, vers les Monomyaires par les Avicules et autres formes voisines. Les types d'Acéphales dimyaires fixés en position pleurothétique constituent six familles, dont voici les principaux genres (1) :

1° Dimyidæ	*Dimya.*
—	Dimyodon.
2° Chamidæ	*Chama.*
—	Diceras.
—	Heterodiceras.
—	Requiena.
—	Toucasia.
—	Gyropleura.
—	Bayleia.
—	Plagioptychus (?).
	Etc…
3° Myochamidæ	*Myochama.*
4° Chamostreidæ	*Chamostrea.*
5° Ætheriidæ (2)	*Ætheria.*
6° Rudistæ (3)	Hippurites.
—	Sauvagesia.
—	Radiolites.
—	Biradiolites.
	Etc.
7° Chondrodontidæ (4)	Chondrodonta.

(1) Les noms de genre en *italique* se rapportent à ceux existant encore à l'époque actuelle.

(2) Le genre *Mulleria* qui est Monomyaire, et le genre *Bartlettia* qui est Dianisomyaire peuvent être rattachés en raison de leurs caractères anatomiques à la famille des *Ætheriidæ*.

(3) Le principe de la répartition des genres dans les deux familles des *Chamidæ* et des *Rudistæ* sera expliquée et commentée plus loin.

(4) Les *Chondrodontidæ* semblent être, d'après les recherches de Douvillé, des Dianisomyaires voisins des *Pinnidæ* fixés en position pleurothétique.

CHAPITRE PREMIER

DIMYIDÆ

Historique. — La première fois qu'il est question de *Dimyidæ*, c'est dans un travail de Rouault (50), datant de 1850, sur les fossiles de l'Éocène des environs de Pau. Il y est décrit l'espèce *Dimya Deshayesiana* (Rouault). Depuis, en 1886, Munier Chalmas décrivit une autre forme de *Dimyidæ* du Bathonien, dont il fit le genre *Dimyodon*. Tout dernièrement enfin, Cossman (92) décrivit une *Dimya* provenant de l'Éocène supérieur des environs de Paris, la *Dimya Bonneti* (Cossman) (1). L'*Anomia intustriata* (Rouault), décrite dans le même mémoire que la *Dimya Deshayesiana* (R), paraît également être une *Dimya* quoiqu'il me semble que l'on doive faire toutes réserves à ce sujet (en tous cas, ce n'est point une Anomie), l'Acéphale en question pouvant fort bien au surplus être une Plicatule. En plus de ces formes fossiles *Dimya* et *Dimyodon*, il existe aussi une *Dimya* actuelle qui a été draguée dans la mer des Antilles, par le « Blake », et à laquelle Dall (82) en 1882 a donné le nom spécifique de *Dimya argentea* (Dall). Cet auteur fournit au sujet de cet animal d'ailleurs un certain nombre de renseignements anatomiques qui seront énumérés plus loin.

Morphologie.

Pour la description morphologique des *Dimyidæ*, il convient de se reporter aux figures qu'en ont données Rouault (50), Munier-Chalmas (86), Cossman (92) et Dall (82). Pour l'étude personnelle que j'ai voulu en faire, j'ai dû me contenter, en premier lieu de l'examen de quelques exemplaires semblant se rapporter à l'espèce *Anomia intustriata* de Rouault et provenant de l'Éocène supérieur des localités suivantes : Pont du Louër,

(1) L'exemplaire d'après lequel Cossman a fait sa description appartient à M. Bonnet qui me l'a aimablement confié. C'est d'ailleurs le seul exemplaire *certain* de *Dimya* que j'aie eu à ma disposition.

Bos d'Aros, villa Marbella, qui ont été aimablement mis par M. Douvillé à ma disposition.

Sur la plupart de ces exemplaires la région cardinale extrêmement mince a été brisée ; il en résulte une apparence d'échancrure située dans la région cardinale de la coquille ; par la présence de cette échancrure et l'ensemble des autres caractères, les individus de Bos d'Aros et du Pont du Louër sont absolument semblables aux animaux auxquels Rouault, prenant vraisemblablement, ainsi qu'on peut s'en rendre compte par l'examen de la figure qu'il donne, cette cassure cardinale pour l'échancrure byssale des Anomies, a donné le nom d'*Anomia intustriata* (R). Toutefois un certain nombre de valves intactes que j'ai eu la chance d'avoir, m'ont permis de voir bien nettement que ces animaux n'étaient en rien des Anomies et de redresser ainsi l'erreur de Rouault.

Par leur aspect général les formes de Bos d'Aros et du Pont du Louër semblent bien être, soit des *Dimya*, soit peut-être des Plicatules, l'impossibilité de voir les impressions musculaires empêchant de trancher catégoriquement cette question. Les exemplaires de Villa Marbella ne présentaient pas davantage d'impressions musculaires visibles, de telle sorte que dans l'incertitude, je ne décrirai aucune des formes provenant de ces trois localités.

Outre ces exemplaires imparfaits et douteux, et pour lesquels en l'absence d'impressions musculaires nettement visible, on pourrait en somme hésiter entre *Dimya* et *Plicatula*, j'ai pu examiner une superbe valve de *Dymia Bonneti* (Cossm.) indubitable celle-là, provenant du Lutétien des environs de Paris, que M. Bonnet a mise à ma disposition. C'est justement celle qui a déjà été décrite et nommée par Cossman. N'ayant pu étudier l'exemplaire de *Dimyodon Schlumbergeri* (Mun.) provenant du Bathonien d'Hérouvilette, ni la *Dimya Deshayesiana* de Rouault, ni la *Dymia argentea* (Dall) actuelle, draguée par le « Blake » dans la mer des Antilles, c'est à cela seul que se réduisent mes documents personnels sur les *Dimyidæ*.

Coquille. — La *Dimya Bonneti* (Cossm.) est représentée par une valve gauche complète et un fragment de valve négligeable. Cette valve gauche était une valve libre. En effet, d'après les exemplaires décrits et figurés par les auteurs, ainsi que d'après

ceux moins certains qui m'ont été confiés par M. Douvillé et dont il vient d'être question plus haut, les *Dimyidæ* (*Dimya* et *Dimyodon*) sont toujours fixées par leur valve droite et la zone de fixation très considérable s'étend aussi bien en avant qu'en arrière (Voy. fig. 57). Chez la *Dimya Bonneti* (Cossm.) la valve qu'on possède est à peu près arrondie, quoique, comme tous les autres *Dimiydæ*, légèrement allongée en arrière suivant un axe oblique. Sa face extérieure présente à considérer un crochet peu marqué situé à peu près dans le milieu de son bord dorsal, et possède aussi des stries d'accroissement très visibles. Sa face antérieure très légèrement creuse (l'animal avait comme toutes les *Dimya* une forme aplatie de droite à gauche) présente des côtes rayonnantes qui ne sont pas visibles sur la face extérieure. Ce caractère semble d'ailleurs commun à toutes les *Dimya* connues, y compris les fausses *Anomia intustriata* de Rouault. D'après Munier-Chalmas (86), le *Dimyodon* ne présenterait pas ces côtes radiales internes. Sur la *Dimya Bonneti* (Cossm.) les deux impressions musculaires sont très visibles ; l'une l'antérieure est plus étroite et plus rapprochée de la région cardinale que la postérieure. Ces caractères se retrouvent d'ailleurs chez le *Dimyodon Schlumbergeri* (Mun.-Chalm) et chez les *Dimya Deshayesiana* (Rouault) et *argentea* (Dall). Toutefois ces deux derniers animaux présentent en dedans de l'impression de l'adducteur postérieur une autre impression musculaire décrite à part par les auteurs et que n'ai pas retrouvée chez *Dimya Bonneti* (Cossman). Il semble évident que l'interprétation de ces dernières impressions doit être la suivante : ou la plus postérieure correspond à la partie lisse du muscle adducteur, et l'autre à sa partie striée ; ou la plus postérieure correspond au muscle adducteur, alors que l'autre correspondrait à un rétracteur postérieur du pied. Cette dernière opinion semble peu probable, les *Dimya* devant avoir en raison de leur fixation un pied très réduit. L'impression palléale, très nette, est dépourvue de sinus.

La région cardinale est très intéressante ; d'abord le bord marginal de la coquille est assez fortement épaissi et présente au voisinage de la région cardinale, en avant et en arrière, de très fines dents transversales souvent peu visibles. Au milieu de la région dorsale à peu près, ces deux bords se rejoignent,

laissant entre eux une petite fossette triangulaire, dans laquelle, malgré la fossilisation, a persisté un reste de ligament. Cette disposition de la région cardinale de la *Dimya Bonneti* Cossm. se retrouve chez mes types incertains ainsi que chez les autres *Dimya* représentées par les auteurs. Seul, le *Dimyodon Schlumbergeri* (Mun.-Chalm.) présente de chaque côté de la fossette ligamentaire une grande dent cardinale garnie elle-même de petites denticulations transversales. Ce détail a son importance, comme on le verra plus loin.

Parties molles. — Je serai bref sur la description des parties molles de la *Dimya argentea* Dall. Tout ce que nous en connaissons a été dit par Dall (82) et est d'ailleurs, semble-t-il, un peu insuffisant. Qu'il suffise de rappeler que d'après cet auteur, le muscle adducteur postérieur semblerait formé de deux parties nettement distinctes. Les deux lobes du manteau sont séparés, le pied est absent et les branchies, filamenteuses, comme celles des Arches, seraient réduites à une seule lame de chaque côté, chose remarquable et qui aurait besoin, dit Pelseneer (88), d'être contrôlée à nouveau.

Les autres détails de l'organisation, ne semblent pas importants au point de vue des affinités ou de la morphogénie.

Embryogénie.

Les formes jeunes des *Dimyidæ* sont complètement inconnues. La forme la plus petite de *Dimya* que je connaisse est ce spécimen provenant du Pont du Louër, de détermination incertaine. C'est une valve fixée sur un gros Foraminifère qui présente à peu près 3 millimètres de long (diamètre antéro-postérieur).

Cet animal a dû se fixer à un âge très jeune. Il présente les caractères des formes adultes, avec cette particularité qu'on semble y voir, fait qui serait très intéressant, un reste des deux dents garnies de denticulations, caractéristiques des *Dimyodon*. Les formes adultes recueillies au même endroit ne présentent plus trace de ces dents.

Physiologie.

Tout ce que l'on peut dire au sujet des *Dimyidæ*, c'est qu'elles ont été et sont encore des formes de mers chaudes.

Les *Dimyodon* et les *Dimya* fossiles les uns dans le Bathonien, les autres dans l'Éocène, ont toujours été rencontrés avec les formes ordinaires des mers chaudes.

La *Dimya argentea* Dall a été draguée, comme l'on sait, dans la mer des Antilles, dans la zone équatoriale par conséquent.

Ces animaux vivent fixés sur des roches ou des débris de coquilles, par une de leurs valves, par conséquent en pleurothétisme. La zone de fixation est toujours très considérable, s'étendant également en avant et en arrière. De plus, les couches calcaires sont toutes adhérentes au substratum. La valve par laquelle se fait la fixation est toujours, comme on l'a dit, la valve droite. L'étendue de la zone fixée fait supposer que la fixation doit être très précoce (Voy. fig. 57).

Affinités.

D'assez nombreuses opinions ont été émises sur la place qu'il convient de donner aux *Dimyidæ* dans la classification.

Rouault (50), le créateur du genre, les considère comme des formes anormales de Monomyaires, et, se basant sur la disposition de leur région cardinale ainsi que sur les ornements extérieurs de leur coquille, il les place auprès des *Pecten*, des Spondyles et des Plicatules. Dans son traité de conchyliologie, Woodward (56) adopte cette opinion. Un peu plus tard, Fischer (83), Zittel (87) et Bernard (95) font de même, Pelseneer (88) semble suivre la même tendance, et, tout dernièrement enfin, Cossman (92) reprit avec beaucoup plus de timidité, il est vrai, l'opinion de Rouault. Stoliczka d'autre part, attachant avec raison une plus grande importance à la présence des deux muscles adducteurs, avait voulu rapprocher les *Dimya* des *Myochama*.

De tous les auteurs qui se sont occupés des *Dimyidæ*, le plus apte à donner son avis sur leur position systématique est incontestablement Dall (82), qui seul a pu étudier anatomiquement la *Dimya argentea* Dall draguée par le « Blake » et dont la coquille est absolument semblable à celle de la *Dimya Deshayesiana* (Rouault).

Il semble par conséquent raisonnable de supposer que les caractères dont il a constaté la présence chez la première de

ces espèces aient aussi appartenu à la seconde. Or, Dall, après avoir énuméré les caractères anatomiques de la *Dimya argentea*, s'abstient de donner catégoriquement son avis sur ses affinités.

Que convient-il, en résumé, de penser de la position systématique à donner aux *Dimyidæ?*

Il est d'abord un fait important de leur organisation à remarquer, c'est que ce sont des Filibranches. Ce simple fait suffit à infirmer l'opinion de Stoliczka et à les éloigner des *Myochamidæ* qui se rattachent, ainsi que nous le verrons plus loin, aux *Anatinidæ* et sont par conséquent des Eulamellibranches très évolués.

Quant à la présence de deux muscles adducteurs, elle me semble avoir une bien plus grande importance que celle que Rouault paraît lui attribuer.

Les Acéphales monomyaires provenant indubitablement d'Acéphales diisomyaires par l'intermédiaire d'Acéphales dianisomyaires, on ne peut admettre que dans un seul groupe de Monomyaires, et, par le fait d'une anomalie dont on ne pourrait d'ailleurs expliquer l'origine, et se transmettant héréditairement, les deux muscles aient réapparu. Il ne me semble pas non plus qu'on doive avec Pelseneer (88) les considérer comme des ancêtres des Pectinidés, ces derniers ayant dû passer comme tous les Monomyaires par une forme anisomyaire à laquelle ne paraît pas conduire la fixation pleurothétique. C'est donc, à mon sens, parmi les Filibranches dimyaires que les proches parents des *Dimya* doivent être recherchés.

Il n'existe que deux familles de Filibranches dimyaires : les *Trigoniidæ* et les *Arcidæ*.

La première, en raison de ses caractères tout particuliers, me semble devoir, jusqu'à plus ample informé, être éliminée, bien que toutefois les dents de la charnière des *Dimyodon* ne soient pas sans rapports avec celles des Trigonies.

Reste la famille des *Arcidæ*. C'est d'elle, en effet, que les *Dimyidæ* doivent, à mon avis être rapprochées. Comme elles, les *Dimyidæ* sont dimyaires et filibranches, et le fait, s'il est confirmé, qu'elles ne possèdent qu'une seule lame branchiale de chaque côté alors que les *Arcidæ* en ont deux, ne doit pas les faire écarter de ces dernières surtout lorsqu'on sait combien

peu d'importance peut avoir ce fait au point de vue systématique : chez certains *Lucinidæ* il n'y a qu'une seule lame branchiale alors que chez d'autres la lame branchiale externe est, comme on sait, complète.

Au point de vue des dents de la charnière, on pourrait objecter que chez les *Dimyidæ*, on ne peut distinguer nettement les dents en séries caractéristiques des *Arcidæ*. Il peut fort bien se faire qu'elles aient disparu. D'ailleurs sur l'exemplaire de jeune *Dimya* (?) du Pont de Louër dont j'ai parlé, il existe un reste de plateau cardinal portant une série de petites dents, peu accentuées il est vrai, de chaque côté. Le *Dimyodon*, d'ailleurs plus ancien que la *Dimya*, possède de chaque côté de son ligament une grande dent portant de petites dents transversales un peu analogues, on l'a dit, à celles que l'on trouve chez les Trigonies.

Quant au ligament qui semble formé, d'après les exemplaires fossiles que j'ai eus sous les yeux et d'après la figure de Dall, d'une petite portion triangulaire logée au fond de la fossette cardinale, il ne semble pas impossible de le rattacher, en supposant l'intervention d'une réduction, à celui des *Pectunculus* et des *Limopsis*.

Parmi les *Arcidæ*, l'animal qui se rapproche le plus des *Dimya* est le *Limopsis*, dont il existe au Muséum d'Histoire naturelle un certain nombre d'exemplaires provenant des dragages du « Talisman ». Comme les *Dimya*, les *Limopsis* sont aplatis latéralement, quoique d'une façon moindre; leur contour sagittal est arrondi, tout en présentant une légère obliquité en arrière; l'impression de l'adducteur antérieur est plus petite et plus rapprochée du ligament que celle de l'adducteur postérieur. Les seules différences à signaler tiendraient aux branchies dont les deux lames existent chez les *Limopsis*, ainsi que j'ai pu le constater après Pelseneer (88), à la présence du pied et à la forme différente du ligament, toutes différences pouvant être expliquées par la fixation et ses conséquences.

En résumé, les *Dimyidæ* semblent être des *Arcidæ* fixées par une de leurs valves, en position pleurothétique. Les *Dimyodon* peuvent être au point de vue anatomique, comme au

point de vue géologique d'ailleurs, considérés comme les formes primitives de la famille.

Morphogénie.

Les *Dimyidæ* semblent pouvoir s'expliquer de la façon suivante : l'Arcidé qui s'est fixé en pleurothétisme paraît avoir déjà possédé une forme arrondie et aplatie analogue à celle du *Pectunculus* ou du *Limopsis*. La fixation par l'ensemble de la valve a eu pour effet de parfaire en quelque sorte cet arrondissement. Chez les *Arcidæ* du type *Limopsis*, les crochets étant droits et le ligament étant disposé d'une façon à peu près symétrique de part et d'autre, l'arrondissement a pu s'acquérir très simplement par la répartition égale suivant les rayons partant de l'umbo des zones concentriques de substance calcaire. Il n'y a pas ici d'enroulement ni de pseudo-plicature comme chez les animaux qui seront étudiés plus loin.

Lorsque l'arrondissement du bord cardinal est complet, on conçoit qu'au moment de l'écartement des valves (surtout si cet écartement est considérable), ces dernières ne peuvent se toucher que par un point et que le ligament doit tendre à se réduire à ce point. Cette tendance se manifeste déjà chez les *Pectunculus* et les *Limopsis*, elle s'accuse davantage chez les *Dimya*.

Le pied devenu sans usage chez un animal fixé ne tarde pas à disparaître.

Ainsi, la fixation explique à la fois la disparition du pied et la forme arrondie, cette dernière expliquant en outre la réduction du ligament.

Des conditions d'existence spéciale, des courants lents et continus (1) par exemple, peuvent dans une certaine mesure expliquer ce fait que les zones calcaires successives restent toujours adhérentes au substratum au lieu de se relever comme dans l'*Ætheria Caillaudi* (Feruss) ; la forme aplatie de laquelle dépendrait la disparition de la lame branchiale externe dont par le

(1) C'est de la même façon qu'il semble que l'on puisse expliquer, ainsi qu'on le verra plus loin, la forme spéciale de l'*Ætheria Pettretinii* Bgt.

Dall et peut-être aussi celle des dents de la charnière pourrait également être expliquée de la même façon.

En résumé, il semble qu'on puisse dire que les *Dimyidæ* sont des *Arcidæ* probablement voisins des *Limopsis* qui ont acquis par le fait de la fixation pleurothétique leurs caractères spéciaux.

CHAPITRE II

CHAMIDÆ

Je réunis sous le nom de *Chamidæ* un certain nombre de genres dont les principaux ont été énumérés un peu plus haut. Peut-être ce groupement est-il complètement artificiel et doit-on plutôt au point de vue des affinités naturelles mettre dans une famille les *Chama* seules, et dans une autre famille toutes les autres formes plus anciennes telles que les *Diceras*, *Heterodiceras*, *Toucasia*, *Requiena*, etc..., etc.... C'est l'opinion de quelques auteurs. La question, en tous cas, est assez difficile à juger d'une façon définitive, par ce fait que toutes les formes que l'on réunirait dans ce deuxième groupe sont des formes exclusivement fossiles et que leur organisation ne peut, faute d'éléments de comparaison, être rapprochée de celle des Chames. On est obligé de s'en tenir à la comparaison seule des ornements de la coquille, du ligament et des dents de la charnière. Or, précisément, le ligament et les dents de la charnière sont de même type dans les deux groupes. Il n'y a que les ornements de la coquille qui diffèrent, et encore, sont-ils rares les cas où, chez les formes fossiles, on peut les voir. Mais je ne crois pas qu'on doive attacher à ces ornements une trop grande importance : les animaux réunis sous le nom de *Vénéridæ*, par exemple, ont des ornementations bien différentes et on ne peut cependant les séparer en raison de la forme des dents de leur charnière. Ces différentes raisons m'ont fait grouper dans la même famille les Chames et les Diceras sous

le nom de *Chamidæ*. On peut leur attribuer les caractères communs suivants :

Mollusques acéphales, dimyaires, fixés en position pleurothétique, tantôt par l'ensemble d'une de leurs valves, tantôt par le côté antérieur seulement; suivant les cas leur plan sagittal est par conséquent parallèle ou oblique au plan de fixation. Dans les cas où leur plan sagittal est horizontal, ils sont fixés dans des polypiers à la façon d'un nid d'oiseau dans des branches (*Chama brassica* Reeve). Ce sont des Acéphales marins, de forme arrondie, l'arrondissement étant obtenu par une sorte d'enroulement en hélice plus ou moins serrée. La charnière présente deux dents cardinales à une valve avec une fossette intermédiaire, une seule ou deux dents cardinales à l'autre valve. Les dents latérales antérieures ont toujours disparu; les dents latérales postérieures existent.

On peut diviser cette famille en deux tribus :

les *Chaminæ*,

les *Diceratinæ*.

Cette réunion des *Chaminæ* et des *Diceratinæ* dans une seule et même famille une fois admise, une autre question se pose, c'est à savoir si les Chames et les Diceras font partie d'une seule et même lignée. La plupart des auteurs résolvent cette question par la négative, et je crois qu'ils ont raison. A ce point de vue, en effet, la question de l'ornementation peut entrer en ligne de compte, et, elle est très différente chez les Chames et les Diceras; de plus enfin, argument capital, les Chames tout en étant au point de vue de l'adaptation à la fixation pleurothétique moins évoluées que les *Diceras* et surtout les *Requiena*, ont au point de vue géologique fait leur apparition beaucoup plus tardivement qu'eux. En effet, les premières Chames on fait leur apparition à la fin du Crétacé et existent encore aujourd'hui, tandis que les Dicératinés constituent un phylum bien distinct qui a débuté à la fin du Jurassique et n'a pas dépassé le Crétacé inférieur. Les Chames peuvent en somme être considérées, et c'est l'opinion la plus généralement admise, comme les formes de début d'une nouvelle série de Dimyaires fixés en position pleurothétique et arrondis par enroulement, qui est en train de se constituer. Elles semblent

provenir de la même souche que celle qui a donné, à la fin du Jurassique, la série dont les Diceras ont marqué l'origine.

Dans ce chapitre, j'étudierai, aussi complètement que je le pourrai et que cela sera nécessaire pour le point de vue auquel je me place, les *Chaminæ* actuelles (*Chama*).

Historique. — Les *Chama* ne sont guère connues que par leur coquille; leur anatomie n'a été que très peu étudiée, leur embryogénie et leur physiologie sont presque entièrement à faire.

Au point de vue anatomique on doit signaler le livre de Poli (91) sur les Mollusques des Deux Siciles, et qui contient quelques indications sur l'anatomie des Chames. Signalons aussi les quelques renseignements anatomiques trop succincts que donnent à leur sujet les traités de malacologie : le moins bref à ce point de vue est celui de Woodward (56). Différents auteurs enfin fournissent sur elles quelques renseignements de détails, tels T. Barrois (85), à propos de l'appareil byssal, Grobben, à propos des glandes péricardiques, Lacaze-Duthiers, à propos de l'appareil génital, Ménégaux (90), à propos de l'appareil circulatoire.

Au point de vue embryogénique les seuls renseignements que je connaisse viennent de Jackson (90) et de F. Bernard (97). Sur leur mode de vie et sur leur physiologie spéciale enfin, on n'a que peu de détails, et les seuls renseignements précis que j'aie pu trouver à ce sujet (sur leur mode de vie exclusivement) émanent de Saville-Kent (93) et de François (89).

Étant donné que je n'ai point l'intention de me placer dans ce travail au point de vue de la nomenclature, je ne décrirai pas ici, je n'énumérerai même pas les nombreuses espèces actuelles du *G. Chama*, renvoyant pour cela aux traités spéciaux de détermination, comme Reeve ou Martin et Chemnitz, par exemple.

A ce propos toutefois, je me vois dans l'obligation de signaler, ayant malheureusement eu à en faire l'expérience, l'insuffisance des monographies de ce genre contenues dans les traités précités et l'intérêt qu'il y aurait à faire actuellement une revision complète du *G. Chama*, au point de vue systématique.

Les espèces sur lesquelles ont plus spécialement porté mes recherches sont les suivantes :

Chama lazarus Lmck.

Chama brassica Reeve.

Chama iostoma Conr.

La première existe en grand nombre dans les collections du Muséum (provenant de la Guadeloupe) ; les deux autres ont été rapportées en assez grand nombre aussi par M. Ch. Gravier, de sa mission dans le golfe de Tadjourah. Les collections du Muséum en possèdent également un certain nombre d'exemplaires provenant des voyages de MM. Jousseaume et Coutière, dans les mêmes régions.

Morphologie.

Coquille. — Chez les Chames, la fixation se fait tantôt par une valve, tantôt par l'autre. Dans la plupart des espèces, la valve fixée est la valve gauche, mais dans quelques autres, la fixation se fait par la valve droite.

En tous cas, dans la même espèce, c'est toujours la même valve qui est fixée et il n'y a pas de variations individuelles sur ce point (1) ; de plus, quelle que soit la valve qui est fixée, droite ou gauche, elle possède toujours des caractères déterminés qui ne sont donc pas propres à la valve droite ou à la valve gauche, mais à la valve libre ou à la valve fixée. Il sera revenu, à propos des dents, sur ce caractère extrêmement important. La fixation peut se faire suivant deux modes, soit par la région antérieure de la coquille seulement, comme chez les *Chama Ruppellii* Reeve., et les *Chama iostoma* (conr.), par exemple, et alors le plan sagittal est obliquement incliné sur le plan de fixation; soit par toute la surface de la valve comme chez les *Chama brassica* Reeve, par exemple, et alors le plan sagittal est parallèle au plan de fixation. Dans ce dernier cas, toutefois, la fixation n'est pas aussi intime que dans le premier, et la *Chama*, au lieu d'être appliquée et collée pour ainsi dire au substratum plan, est fixée à d'autres coquilles, à des branches de polypiers morts, s'y tenant un peu à la façon d'un nid d'oiseau dans un

(1) D'après Woodward (56) dans certaines espèces de Chames la valve fixée serait indifféremment la droite ou la gauche ; je n'ai jamais rien constaté de semblable.

buisson. Dans ce dernier cas, et lorsque le plan sagittal est à peu près horizontal, le contour valvaire est arrondi. Dans le premier cas, au contraire, c'est la surface antérieure fixée seule qui tend à s'arrondir et le bord qui la sépare de la zone postérieure non fixée (qui est plus ou moins perpendiculaire à la zone fixée) décrit une spirale telle que celle qui est représentée sur la figure. Dans ces conditions, le contour valvaire, au lieu d'être arrondi, présente une forme allongée dorso-ventrale avec pointe ventrale correspondant au sommet de l'angle dièdre constitué par les régions antérieure et postérieure.



Fig. 32. — Région antérieure fixée de *Chama iostoma* Conr.; le bord gauche représente la limite de la région antérieure et de la région postérieure verticale.

L'une et l'autre valves sont généralement épaisses comme dans la *Chama brassica* Reeve, par exemple; mais dans les cas où la fixation se fait par la région antérieure seule, la zone fixée est en général amincie.

Les ornements consistent en stries d'accroissement très considérables portant le plus souvent des épines très irrégulières, aplaties, tuberculeuses ou feuilletées; sur les individus qui atteignent une taille considérable, les ornements extérieurs de la coquille sont souvent, soit usés par l'action polissante des flots de la mer (*Chama Ruppelli* Reeve), soit cachés par des polypiers, des tubes d'Annélides, des fragments d'Éponges vivant avec les Chames sur les récifs, et qui rendent souvent la détermination spécifique de ces animaux extrêmement difficile. Les stries radiales visibles sur les formes jeunes, comme il sera dit plus loin, ne le sont pas le plus souvent sur l'adulte. Le mécanisme de leur disparition sera expliqué au paragraphe de l'embryogénie. Extérieurement comme intérieurement, les Chames présentent des couleurs variées souvent très vives qui changent d'une espèce à l'autre.

Des accidents du substratum, la pression réciproque des individus les uns contre les autres, l'inclinaison du plan de fixation peuvent, dans certains cas, altérer la pureté de la forme arrondie que prennent les Chames, suivant leur surface de fixation.

Des deux valves des Chames, celle qui est fixée est généralement plus profonde, surtout dans la région du crochet, que la valve libre, qui est plus aplatie, tendant en quelque sorte à prendre la forme operculaire.

Si on considère par sa face extérieure une valve fixée de *Chama brassica* Reeve, par exemple, après l'avoir soigneusement débarrassée de toute la gangue qui la recouvre, on s'aperçoit que son crochet est fortement enroulé en avant et en hélice, c'est-à-dire nettement prosogyre. Cet enroulement en hélice du crochet est absolument comparable à celui des *Isocardia* ou mieux encore des *Diceras*, avec cette différence que le pas de l'hélice est chez les *Chama* beaucoup moins considérable que chez ces derniers.

Si, toujours par sa face extérieure, on considère une valve libre du même animal, on s'aperçoit que son crochet est exactement enroulé comme celui de la valve fixée; mais l'hélice suivant laquelle se fait cet enroulement, est extrêmement surbaissée, tellement surbaissée même qu'elle tend à la spire.

Si maintenant, enfin, on regarde en vue postérieure les deux valves coaptées du même animal (Voy. fig. 33) et qu'on suive l'interligne valvaire depuis le point de terminaison postérieure du ligament *l*, on s'aperçoit que les bords des valves, suivant lesquels s'insère ce dernier, d'abord au contact l'un de l'autre, s'écartent à partir d'un certain point *l'*, pour suivre les lignes d'enroulement hélicoïdal du crochet. En suivant ces lignes, on aboutit aux points *m* et *m'*, c'est-à-dire aux crochets eux-mêmes. A l'intérieur de l'angle *m l' m'* les bords antérieurs des valves droites et gauches arrivent au contact. Si au lieu de s'adresser à la *Chama brassica* Reeve on s'adresse à la *Chama iostoma* Conr., c'est-à-dire à une Chame chez qui la fixation se fait par la région antérieure seule, la disposition est absolument la même, avec cette différence que le crochet de la valve fixée s'enroule à plat sur le substratum.

La charnière des Chames est très particulière : la valve fixée, qu'elle soit droite ou gauche, présente toujours deux dents cardinales séparées par une fossette assez profonde. Pour se conformer aux notations de F. Bernard et de Munier-Chalmas, on doit désigner ces dents par les chiffres 2 et 4.

La dent 4 est peu marquée et se trouve immédiatement en avant de la nymphe ligamentaire ; la dent 2, au contraire, est très puissante et sa face dorsale, qui forme la paroi ventrale de la fossette, est creusée de sillons assez nets dirigés ventro-dorsalement d'une valve à l'autre avec une légère obliquité d'arrière en avant. Félix Bernard désigne cette dent 4 des Chames par le signe 4 *b*. Cette désignation me semble pour le cas parti-

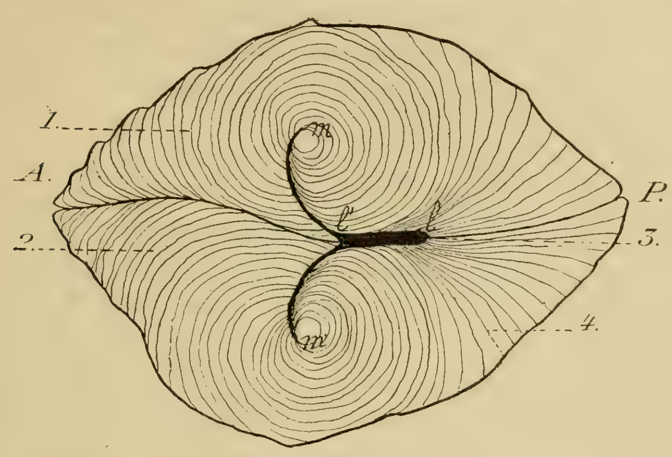


Fig. 33. — Schéma destiné à montrer l'enroulement des crochets et la division ligamentaire chez la *Chama brassica* Reeve. — 1, valve libre ; 2, valve fixée ; 3, ligament ; 4, strie d'accroissement.

culier d'une précision trop grande, étant donné qu'il est difficile de savoir quelle partie de la lamelle 4 lui donne naissance. Ces dents sont supportées par un plateau cardinal assez bien développé.

Outre cet appareil cardinal, il existe une dent latérale postérieure (L P 2) qui, sur certains individus, est parfois très peu marquée. Il n'y a pas de dent latérale antérieure, bien que F. Bernard (97) en signale une existant parfois à la valve libre. L'étude de l'embryogénie des Chames, ainsi que celle de la morphologie des Dicératinés ne semblent pas corroborer cette opinion ; ce qu'il a pris pour une dent latérale antérieure est, sans aucun doute, la dent cardinale 1 dont un léger vestige existe parfois chez certains exemplaires de Chames.

La valve libre présente une seule dent cardinale, la dent 3, qui se loge dans la fossette précitée.

Cette dent est très forte, parfois recourbée dorsalement et présente sur sa face ventrale des saillies et des sillons qui épousent leurs homologues de la face dorsale de la dent 4 à la valve fixée.

F. Bernard reconnaît dans cette dent 3 deux subdivisions 3 *a* et 3 *b*. Pour la même raison que précédemment, nous ne croyons pas devoir imiter cette précision trop grande.

Il existe une dent latérale postérieure L P 1, qui semble souvent être dans la continuation de la dent cardinale.

La formule dentaire du *G. Chama* serait donc la suivante :

	LA	C.	LP
V. libre.	0	: 3 :	1 :
V. fixée.	0	2 : 4	: 2

Cette formule ne comporte pas, comme on le voit, de dent latérale antérieure, et celle que F. Bernard désigne ainsi ne peut être, à mon avis, qu'une dent cardinale. La question de sa signification sera d'ailleurs de nouveau agitée au cours de ce chapitre.

Les impressions des muscles adducteurs sont grandes, ovales, régulières, légèrement déchiquetées, persillées sur leur bord interne ; celle du muscle antérieur se prolonge sur la face ventrale de la dent 2. L'impression palléale est entière, ne présentant qu'un très léger vestige de sinus.

Ligament. — Le ligament des Chames est externe à la façon de celui des *Cardium* quoique présentant néanmoins une très légère tendance à devenir interne. Il ressemble en cela à celui des Tridacnes. Si l'on considère à nouveau la figure 33 qui représente une coquille fermée de *Chama brassica* Reeve en vue postérieure et qu'on suive le ligament en remontant en quelque sorte son cours depuis sa terminaison *l*, on s'aperçoit qu'en *l'* il se divise et que ses deux branches divergentes, suivant les deux bords antérieurs des crochets enroulés en hélices, aboutissent respectivement aux points *m* et *m'* terminaisons des crochets. Il est inutile de dire, je pense, que la partie du ligament seule fonctionnelle est la partie *l'l* ; les parties *m l'* et *m'l'* sont les reliquats du ligament aux différents âges, comme on le verra plus loin. Elles ont d'ailleurs très souvent disparu, soit emportées par l'action corrodante des flots, soit recouvertes par les

différentes productions calcaires qui enrobent la coquille chez un très grand nombre d'espèces.

En coupe transversale, le ligament a la forme d'un arc dont les deux extrémités reposent sur les valves. Ces extrémités s'étendent surtout dans la région postérieure, où la surface d'insertion du ligament prend une forme élargie avec une légère pointe ventrale (Voy. fig. 34).

En coupe sagittale, le ligament paraît formé des deux parties constituant tous les ligaments d'Acéphales : une partie fibreuse



Fig. 34. — Région cardinale de *Chama brassica* Reeve, valve gauche. — 2, dent cardinale 2 ; 4, dent cardinale 4 ; *p*, dent latérale postérieure ; *l*, ligament en coupe sagittale.

dorsale de couleur brune, constituant le point fixe dans les mouvements de la valve operculaire, et une partie élastique ventrale, incrustée de calcaire, de couleur nacrée, et présentant la structure connue des ligaments élastiques d'Acéphales ; c'est cette deuxième partie qui constitue l'organe actif de l'ouverture des valves. Cette partie élastique s'arrête moins loin en arrière que la partie fibreuse, au point où l'élargissement de la surface d'insertion commence.

La composition du ligament est donc constante de *l* en *l'* (Voy. fig. 33). Au delà, c'est-à-dire dans les régions *ml'* et *m'l'* où il est dédoublé, sa constitution est difficile à étudier. Fait important à signaler, il n'y a pas de partie fibreuse ventrale antérieure comme chez la plupart des autres Acéphales. Si cette partie existe, elle ne peut être que dans le voisinage du crochet, par conséquent là où le ligament est divisé.

Manteau. — Les deux lobes du manteau des Chames sont réunis sur tout leur pourtour, ressemblant en cela à celui des *Cardium* et mieux encore des Tridacnes par exemple. Sur la

zone de soudure répondant aux bords libres des valves, on rencontre trois ouvertures. La première en partant de l'extrémité antérieure de l'animal se trouve située immédiatement en dessous du muscle adducteur antérieur qui la limite en haut; c'est l'ouverture dite pédieuse, quoique vraisemblablement elle ne doive guère servir chez les Chamidés au passage du pied, cet organe étant très réduit et fonctionnant probablement très peu; sur les animaux adultes de 4 à 5 centimètres de diamètre, elle mesure environ un centimètre de longueur. Après elle, mais située à mi-chemin à peu près de la distance séparant le milieu de l'animal du bord inférieur du muscle postérieur, se trouve l'orifice inspirateur qui se présente sous la forme d'une fente à peu près arrondie de 5 à 8 millimètres de long et dont les bords, sur les animaux ayant séjourné dans les liquides conservateurs, sont invaginés en dedans. Vient enfin l'orifice expirateur qui possède une forme plus régulièrement circulaire et dont le diamètre est encore inférieur à celui de l'orifice précédent; il est limité supérieurement par le bord inférieur du muscle postérieur et ses bords étaient également invaginés en dedans sur les exemplaires que j'ai étudiés. Ces deux derniers orifices représentent les deux siphons réduits à leur plus simple expression (Voy. fig. 35).

La lame qui réunit les deux lobes du manteau et qui est interrompue par les orifices ci-dessus décrits, la commissure en un mot, est recouverte de courts tentacules tuberculiformes. Elle est limitée par deux bords saillants qui se réunissent et se confondent au niveau des adducteurs.

Les deux orifices inspirateur et expirateur ont leurs bords garnis de denticulations plus fines pour le premier que pour le second. Leur face externe, celle qui était invaginée sur mes exemplaires, est lisse; leur face interne également; toutefois leur base est intérieurement garnie de tentacules tuberculiformes disposés pour l'orifice inspirateur suivant une seule série, un peu épars pour l'orifice expirateur.

Par son pourtour ventral et suivant une ligne qui suit intérieurement le bord saillant précité, le manteau s'insère sur la coquille par l'intermédiaire de fibres musculaires lisses; c'est

l'impression palléale qui présente en arrière, comme il a été dit, un très léger sinus.

Du manteau dépend souvent une double lame dorsale très mince, s'insinuant entre les dents cardinales de la charnière, et, qui comprend quelquefois une cavité close entre ses feuillets. C'est la lame intercardinale dont la présence semble inconstante et la disposition très variable.

Des deux lobes du manteau, celui qui correspond à la valve fixée est toujours plus développé que celui qui répond à la valve libre. La chose est naturelle, puisque le manteau suit, comme l'on sait, les inflexions de la coquille qu'il sécrète.

La musculature du manteau et plus particulièrement de sa commissure, est très compliquée. Je l'ai étudiée sur un exemplaire de *Chama iostoma* Conr. En faisant abstraction des muscles adducteurs qui, en raison de leur importance, feront l'objet d'un paragraphe spécial; les muscles propres du manteau localisés dans la commissure peuvent être répartis en trois catégories :

α. Muscles radiaux.

β. Muscles longitudinaux (antéro-postérieurs).

γ. Muscles circulaires (entourant les orifices).

α. Ce sont les plus superficiels et ce sont eux qui par leurs insertions déterminent l'empreinte palléale de la coquille. Ils sont disposés en série suivant une ligne courbe continue, depuis le bord ventral du muscle adducteur antérieur jusqu'au bord ventral du muscle adducteur postérieur, près duquel la ligne courbe subit, comme il a été dit, une légère inflexion, vestige du sinus palléal.

Au niveau de cette inflexion qui se trouve située exactement en face de l'orifice expirateur, les fibres musculaires radiales du manteau, plus nombreuses et plus longues, représentent un reste du muscle rétracteur des siphons. Ces fibres radiales sont de deux sortes, les unes externes, peu nombreuses, se dirigent vers le bord proprement dit du manteau dans lequel elles se perdent, les autres internes gagnent la commissure palléale, s'intriquant parfois avec celles du côté opposé dans les régions où il n'y a pas d'orifices. Dans la région des siphons, elles n'atteignent pas la ligne médiane.

β. Les muscles longitudinaux de la commissure palléale débutent en avant par deux faisceaux qui partent ensemble de la face antérieure du muscle adducteur antérieur et au voisinage de laquelle ils s'insèrent sur les valves; ils passent de part et d'autre de l'ouverture pédieuse. Arrivés en un certain point, à mi-chemin de l'ouverture pédieuse et de l'orifice inspirateur, sur l'individu que j'ai observé, chacun des deux faisceaux se divise en deux parties, les parties internes s'entrecroisant et les parties externes suivant leurs directions premières. Bientôt la partie interne du faisceau gauche se réunit à la partie externe du faisceau droit et inversement. Les deux faisceaux ainsi reconstitués longent les bords de l'orifice inspirateur au delà duquel ils se croisent à nouveau. Avant d'arriver à cet orifice ils reçoivent des faisceaux de renforcement dépendant des muscles radiaux, dont celui répondant à la valve operculaire est le plus développé sur l'animal que j'ai sous les yeux.

Au delà de l'orifice inspirateur, c'est-à-dire à partir du point où se fait le deuxième entrecroisement, la disposition est très compliquée, par suite de l'insertion de la membrane en lyre dont il sera parlé plus loin. Les deux faisceaux que nous avons suivis depuis leur origine en avant, semblent ne plus exister et être remplacés par un faisceau unique partant du point d'entrecroisement, et qui bientôt se divise en deux branches entourant l'orifice expirateur ; il passe ensuite en arrière du muscle adducteur postérieur et vient s'insérer sur les valves.

γ. Les muscles circulaires sont très réduits et constituent des sortes de sphincters superficiels entourant les orifices inspirateurs et expirateurs. L'orifice pédieux m'a semblé en être dépourvu.

Les muscles siphoniens des Chames sont donc, comme on peut s'en rendre compte, réduits à leur plus simple expression.

A cet ensemble de faisceaux musculaires doivent être ajoutés ceux de la membrane en lyre dont il sera parlé à propos des branchies.

Toutes les fibres musculaires dépendant du manteau sont lisses.

Muscles adducteurs. — Les muscles adducteurs sont très considérables, plus en général, que chez les autres Acéphales, par rapport à la taille de l'animal ; leur section qui est très étendue a généralement la forme d'un ovoïde à grosse extrémité ventrale et dont l'extrémité dorsale la plus effilée forme parfois pour le muscle antérieur un léger crochet dirigé en dedans. La section de ce muscle adducteur antérieur est, en général, sans que cela soit constant, plus étendue et de forme plus allongée que celle du postérieur.

Les surfaces d'insertions de ces muscles sont très marquées sur la coquille ; elles sont à peu près planes, formant même parfois un relief légèrement convexe ; sur la valve fixée, la partie en crochet de l'impression antérieure empiète souvent sur la partie antéro-externe de la dent cardinale 2. Souvent du côté central l'impression musculaire paraît plus ou moins déchiquetée, et, dans cette région du muscle, les faisceaux de fibres sont écartés, séparés par du tissu conjonctif; sur les coupes sagittales de l'animal qui sont transversales pour le muscle, cette disposition se traduit par un persillage très nettement visible que l'on retrouvera d'ailleurs plus accusé encore chez les Æthéries, où, sur l'impression coquillière, il simule une fine dentelle.

Les deux muscles adducteurs sont souvent dorsalement très rapprochés l'un de l'autre, conséquence naturelle de la forme arrondie de l'animal (Voy. fig. 35).

Comme chez les Æthéries et les autres formes arrondies telles que beaucoup de Lucines, l'adducteur antérieur est tout entier situé ventralement par rapport à la bouche (Voy. fig. 35).

Comme tous les adducteurs d'Acéphales, chacun de ces muscles comprend deux parties, l'une périphérique par rapport au centre de figure de l'animal, nacrée et qui peut être considérée comme un épaississement des muscles radiaux du manteau avec lesquels elle se continue, l'autre centrale, d'aspect opaque ; ces deux parties macroscopiquement très distinctes ne sont cependant pas séparées par du tissu conjonctif, comme cela arrive pour quelques types, ceux notamment chez lesquels la différence de structure est considérable, comme le Pecten (Voy. à ce sujet : R. Anthony. Note sur la forme et la

structure des muscles adducteurs des Acéphales. *Bull. Soc. Philom.*, 1904).

Au point de vue de l'anatomie microscopique et de l'histologie, j'ai examiné avec beaucoup de soin à l'aide des procédés indiqués au chapitre I (plus spécialement dissociation à l'acide azotique à 20 p. 100), les muscles provenant des *Chama iostoma* Conr., rapportés du golfe de Tadjourah par M. Ch. Gravier et fixées par lui au liquide de Perenyi. Lorsque j'en ai le loisir

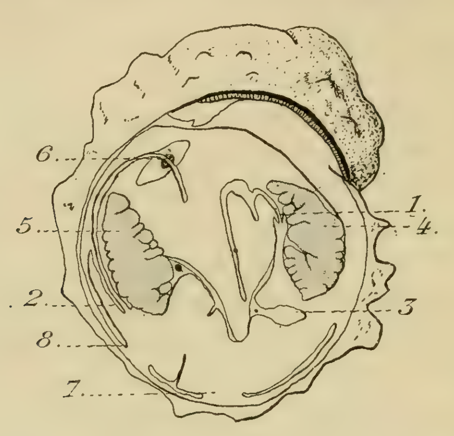


Fig. 35. — Coupe sagittale de *Chama brassica* Reeve. — 1, bouche; 2, anus; 3, pied rudimentaire; 4, muscle adducteur antérieur; 5, muscle adducteur postérieur; 6, cœur; 7, orifice inspirateur; 8, orifice expirateur. En avant du muscle adducteur postérieur est le ganglion viscéral; à la base du pied est le ganglion pédieux.

et pour des recherches générales, c'est, de préférence, sur des animaux frais que j'étudie la structure des fibres musculaires des adducteurs, évitant les fixations et plongeant directement le tissu frais dans l'acide azotique à 20 p. 100. En dépit de la fixation préalable au Perennyi et du séjour prolongé dans l'alcool à 70°, j'ai, dans le cas particulier, pu nettement découvrir dans les fibres opaques la striation en mosaïque, si nette chez la plupart des autres Acéphales, et dont j'ai fait l'an dernier une étude raisonnée (Voy. Indic. bibl. précédente) qui a été ensuite poussée plus loin au point de vue des détails par Marceau; les fibres nacrées sont absolument lisses, et, au surplus, la structure des muscles des Chames est identique à celle que l'on trouve chez beaucoup d'autres Acéphales, notamment chez le *Cardium edule* Linn. Il n'y a donc pas lieu d'y insister.

Quant aux autres parties de l'appareil musculaire constituées par les muscles moteurs du pied, elles vont être décrites à propos de ce dernier organe.

Pied. — Le pied est très réduit chez les Chames, mais c'est dans cette réduction même que réside tout l'intérêt de son étude. Je l'ai étudié dans les trois espèces dont il a été question plus haut et où il diffère peu d'ailleurs.

Il n'est représenté que par une petite languette musculaire située sur le bord antérieur de la masse viscérale qui présente extérieurement, sur mes échantillons, des plissements transversaux nombreux et assez profonds, dus vraisemblablement à la rétraction sous l'influence de réactifs fixateurs ou conservateurs. A l'état vivant, cette languette doit être allongée et flexueuse, rappelant peut-être d'un peu loin, quoique plus courte, le pied des Lucines. Elle doit être considérée comme représentant le seul vrai reste fonctionnel du pied. A ce pied rudimentaire se rattachent un certain nombre de muscles, rudimentaires également, et qui représentent, sans aucun doute, les restes d'un appareil musculaire jadis plus développé. Suivant les individus, ils sont plus ou moins réduits, et je vais les décrire dans les cas où ils atteignent leur maximum de développement.

α. Rétracteurs postérieurs du pied. — Sur la face antérieure du muscle adducteur postérieur, dans la région qui le séparerait en deux parties égales, l'une dorsale, l'autre ventrale, on voit un assez gros faisceau musculaire qui le rencontre suivant un angle presque droit (Voy. fig. 35). Les fibres de ce faisceau s'écartent lorsqu'elles s'approchent du muscle adducteur et se disposent suivant une sorte de cône très aplati, les plus périphériques se perdant à sa surface et les centrales, qui sont les plus nombreuses, s'insinuant entre les faisceaux du muscle. A partir du moment où ces fibres musculaires entrent dans le muscle, elles s'écartent davantage les unes des autres, s'amincissent; le faisceau est comme laminé, et, remarquable exemple d'une loi que j'ai émise ailleurs, elles sont, à partir de leur pénétration dans l'adducteur, complètement transformées en fibres conjonctives qui se perdent insensiblement par atténuation progressive avant d'avoir atteint la face postérieure du muscle adducteur. Après sa sortie de l'adducteur postérieur, le

faisceau musculaire décrit, qui n'est autre chose que les deux rétracteurs postérieurs droit et gauche du pied réunis, s'étend le long du bord postérieur de la masse viscérale, donnant à droite et à gauche des fibres rares et distantes qui, sur le bord antéro-inférieur de cette masse viscérale, en dessous du pied, s'entrecroisent et se confondent. Très espacées en arrière, elles se rapprochent et deviennent plus fournies à mesure que l'on se dirige vers le bord antérieur de la masse viscérale. De ce même muscle rétracteur postérieur dépendent aussi quelques fibres qui viennent se terminer le long du bord postérieur de la languette 5 (Voy. fig. 36).

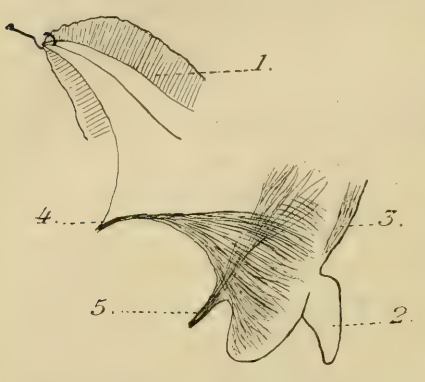


Fig. 36. — Musculature du pied chez la *Chama lazarus* Lmck. — 1, branchie; 2, pied; 3, rétracteur antérieur; 4, rétracteur postérieur; 5, rétracteur supérieur (Profil).

Telle est, chez la Chame, la constitution rudimentaire du muscle rétracteur postérieur du pied, si développé chez les Acéphales euthétiques. Pour être complet, il est nécessaire d'ajouter que sur certains exemplaires on voit, sur la masse viscérale, quelques fibres dépendant, morphologiquement, du rétracteur postérieur du pied et qui n'atteignent pas le muscle adducteur postérieur. Ce sont des fibres du muscle postérieur qui ont perdu leur portion aborale, et elles se terminent sur les côtés de la masse viscérale par atténuation progressive. Il y a de ces fibres de part et d'autre (dorsalement et ventralement) du rétracteur postérieur du pied proprement dit, c'est-à-dire de part et d'autre de celles qui vont jusqu'au muscle adducteur postérieur.

β. Rétracteur supérieur du pied. — Ce muscle est encore plus réduit que le précédent. Le long du bord postérieur de la masse viscérale, à la réunion de son tiers inférieur avec son tiers moyen à peu près, existe une petite languette, longue de 3 millimètres environ et large de 2, formée de fibres musculaires dirigées dans le sens de sa longueur. Parmi les fibres qui prennent naissance dans cette languette, les unes, les plus postérieures,

comme on l'a vu, vont faire partie du muscle rétracteur postérieur, les autres plus nombreuses croisent en diagonale celles du muscle précédent et se dirigent du côté de la bouche. Parmi elles, un faisceau plus important que les autres se dirige vers la commissure buccale, mais ne semble pas, dans la plupart des cas, aller jusqu'à la coquille pour s'y insérer.

Ces fibres sont les restes du muscle rétracteur supérieur du pied et, comme on le verra plus loin, à propos des branchies, la languette 5 n'est que l'amorce sur la masse viscérale de la membrane interbranchiale.

γ. Rétracteur antérieur du pied. — C'est le plus réduit de tous les muscles du système pédieux. Sur la face antérieure de la masse viscérale on peut apercevoir quelques rares fibres qui, au niveau du pied, commencent à devenir plus denses et finissent par constituer un feutrage assez épais. La plupart de ces fibres, les plus centrales se déviant de leur direction, pénètrent dans le pied et y constituent les fibres longitudinales de cet organe, les autres continuent leur direction et forment ses premières fibres transversales. En coupe, le pied paraît donc être constitué de fibres transversales et de fibres longitudinales, mais tellement enchevêtrées les unes avec les autres à l'extrémité de l'organe, qu'il est difficile d'établir leur disposition précise.

L'appareil pédieux est donc, comme on le voit, très réduit chez les Chames, et son développement semble, en général, à peu près égal des deux côtés.

Cette description se rapporte aux individus chez lesquels j'ai rencontré l'appareil pédieux le plus développé. Mais il peut y avoir tous les intermédiaires entre l'absence absolue, d'une part, de fibres dépendant des muscles pédieux et recouvrant la masse viscérale, le pied rudimentaire et la languette 5 restant seules présentes, et, la disposition ci-dessus décrite d'autre part.

C'est chez la *Chama lazarus* Lmck. que j'ai d'ordinaire rencontré l'appareil pédieux le plus développé. C'est chez la *Chama iostoma* Reeve que je l'ai trouvé le plus réduit d'une façon presque constante.

Toutes les fibres musculaires dépendant du pied sont lisses.

Ainsi que T. Barrois (85), je n'ai pas rencontré de glande byssogène rudimentaire.

Appareil respiratoire. — L'appareil respiratoire est composé de deux branchies dont la direction générale est un peu différente de celles que ces organes affectent chez les Acéphales du type le plus commun, comme le *Cardium*, par exemple. En effet, l'extrémité antérieure de chaque branchie semble s'être éloignée du bord ventral du muscle adducteur antérieur pour se diriger du côté du crochet. Il en résulte que la branchie, au lieu d'avoir

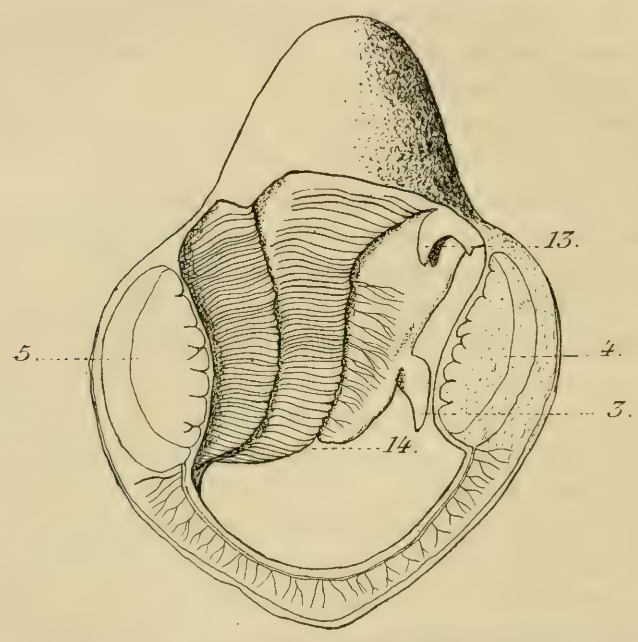


Fig. 37. — Organisation externe de *Chama iostoma* Reeve. Une fenêtre a été pratiquée dans un des lobes palléaux pour montrer la direction dorso-ventrale de la branchie et le pied rudimentaire. — 3, pied; 4, muscle adducteur antérieur; 5, muscle adducteur postérieur; 13, palpes labiaux; 14, branchie.

une direction antéro-postérieure, présente ici une direction sensiblement dorso-ventrale (Voy. fig. 37). Au lieu de débuter, comme c'est l'ordinaire chez les Acéphales, dans l'espace situé entre les deux palpes labiaux, elle débute en arrière d'eux, et si, la lame interne a encore une petite partie de son extrémité la plus antérieure logée entre les palpes, la lame externe n'a plus aucun rapport de contiguïté avec eux. Il sera, d'ailleurs, revenu un peu plus loin sur cette disposition.

Les connexions des branchies avec les parties anatomiques avoisinantes sont les suivantes : d'abord l'axe des branchies est

parcouru dans toute sa longueur par un gros faisceau qui suit dans la région dorsale le bord interne de sa lame externe et vient finalement s'insérer à la coquille auprès du muscle adducteur postérieur ; c'est le suspenseur de la branchie. Elle est rattachée en outre à la masse viscérale par un repli ou meso triangulaire analogue à celui qui existe chez tous les autres Acéphales et qui va de l'axe branchial à la paroi de la masse viscérale. Le bord postérieur libre de ce meso est occupé par le nerf branchial comme chez les autres Acéphales (Voy. fig. 39).

Une chose remarquable à propos de l'appareil respiratoire des Chames est cette tendance qu'ont les branchies de ces animaux à rompre leurs connexions avec les parties avoisinantes, à devenir complètement libres et flotter dans la cavité palléale, comme cela se produit d'ailleurs aussi dans un groupe d'Acéphales à tous points de vue très différent, celui des Aviculidés. Cette disposition tend à s'établir chez l'*Avicula radiata* Desh. et, chez les *Pinna* elle atteint son maximum de netteté. Chez un *Cardium edule* Linn. au contraire, par exemple, chaque branchie est reliée en dedans à la masse viscérale en avant et à son homologue en arrière, en dehors à la face interne du lobe palléal. Lorsque la zone d'union de la branchie droite à la ranchie gauche est suffisamment étendue en largeur, elle peut prendre le nom de lame interbranchiale. Cette lame interbranchiale existe très développée en largeur chez les *Tridacna* et les *Hippopus*. L'ensemble de ces connexions forme avec la surface des branchies une sorte de cloison très compliquée qui sépare en deux parties la chambre palléale : la chambre palléale proprement dite (ventrale) et la chambre rétrobranchiale (dorsale). Cette cloison se continue par la lame de séparation des siphons.

Si l'on considère une *Chama* appartenant à l'une des espèces que j'ai étudiées, on voit que la cloison formée par l'ensemble des branchies et de leurs connexions présente fréquemment des solutions de continuité. La plus importante est celle que présente souvent la lame d'union du feuillet réfléchi de la lame interne avec la bosse viscérale ; la lame d'union du feuillet réfléchi de la lame externe avec le lobe palléal ou la face antérieure de l'adducteur postérieur en présente également souvent une autre

interrompue dans certains cas par un ou deux petits ponts membraneux. Si ces deux solutions de continuité existent et se prolongent tout le long des bords latéraux des branchies, si en même temps la zone d'union interbranchiale, qui chez les Chames est très étroite, a disparu (Voy. fig. 39), il arrive que les branchies se trouvent absolument libres des parties avoisinantes et flottent dans la cavité palléale, n'étant plus reliées au reste du corps que par leurs extrémités antérieures et leur méso, comme cela existe chez les *Pinna*. La solution de continuité qui apparaît la première semble être l'interne, entre le feuillet interne et la bosse viscérale en avant; celle qui se produit ensuite est celle par le fait de laquelle la branchie rompt ses connexions avec le lobe palléal. A un troisième stade enfin la zone d'union interbranchiale disparaît et la branchie peut alors flotter librement dans la cavité du manteau.

Au point de vue de la disposition de la branchie, il peut donc y avoir parmi les individus que j'ai étudiés trois formes :

α) Celle dans laquelle les solutions de continuité antéro-internes existent seules. C'est celle qui se rencontre le plus souvent chez la *Chama iostoma* Reeve ;

β) Celle dans laquelle les solutions de continuité internes et externes existent ensemble ;

γ) Celle dans laquelle enfin les branchies, retenues par leur seule extrémité antérieure, flottent librement dans la cavité palléale. C'est une disposition que l'on rencontre souvent chez la *Chama lazarus* Lmck. Dans aucun cas je n'ai trouvé sur la *Chama iostoma* Reeve, ni sur la *Chama lazarus* Lmck. l'intégrité complète du septum de séparation de la cavité palléale.

Lorsque la disposition γ est réalisée, on peut apercevoir une sorte de membrane s'insérant perpendiculairement sur la commissure palléale entre les deux orifices siphoniens et orientée suivant la direction de la lame interbranchiale. J'ai étudié plus spécialement la disposition de cette membrane chez la *Chama lazarus* Lmck. dans les sujets où les branchies sont complètement libérées de leurs connexions latérales et postérieures. Chez ces sujets cette membrane a la forme d'une sorte de lyre étendue suivant sa longueur sur une surface cylindrique, et

dont les branches en forme de cornes très aiguës s'insèrent par leurs bords externes sur la face antérieure du muscle adducteur postérieur. Les bords externes du corps de la lyre qui se continuent avec les bords externes des branches s'insèrent sur la commissure palléale parallèlement au bord libre des valves entre les deux orifices inspirateur et expirateur. Le bord inférieur enfin de la lyre s'insère sur la commissure palléale entre les deux orifices précités. Quant aux bords internes des branches et au bord supérieur du corps qui présente un petit prolongement médian, ils sont libres. Dans les cas où les connexions de la branchie ne sont pas rompues, le bord interne des branches de la lyre se continue avec le feuillet réfléchi de la lame externe de la branchie et le prolongement médian du corps s'insinue postérieurement entre les deux branchies en arrière.

La membrane en lyre est donc le reste de la membrane de séparation des deux cavités palléales de laquelle la surface branchiale s'est détachée.

Cette membrane contient une musculature assez nette. En son centre est un entrecroisement de fibres musculaires duquel part d'abord un faisceau impair médian très nettement individualisé (*Chama lazarus* Lmck., *Chama iostoma* Conr.) qui se dirige vers le prolongement médian. Chez la *Chama iostoma* Conr. où, comme je l'ai dit, la lame interbranchiale est généralement sans solutions de continuité depuis la bosse viscérale jusqu'à la commissure palléale, j'ai vu que ce faisceau impair n'était autre chose que la continuation du petit prolongement postérieur de la masse viscérale dont il a été question à propos du pied (5). Viennent ensuite deux faisceaux latéraux à peu près égaux qui vont s'insérer avec les muscles radiaux sur la coquille en avant de l'adducteur postérieur, et laissant en dehors d'eux la couche des muscles radiaux du manteau ; en troisième lieu, deux autres prolongements dirigés en sens inverse et qui par rapport aux muscles radiaux se comportent de la même façon ; enfin deux autres prolongements moins importants qui entourent l'orifice inspirateur de chaque côté duquel ils se perdent par atténuation progressive.

Il reste en somme que les branchies ne sont plus dans les cas extrêmes reliées au corps que par le suspenseur, les mésos et par

la continuité de tissu en haut et en avant avec les téguments de la masse viscérale.

La figure 4, Pl. XXIII de Poli, donne une excellente idée de la forme des branchies chez la *Chama gryphoïdes* Linn.

Comme il a été dit au début de ce paragraphe, les branchies des Chames se divisent chacune en deux lames.

La lame interne débute seule, on l'a vu, entre les palpes labiaux. Elle se dirige d'abord d'avant en arrière, puis, changeant bientôt de direction, elle suit un trajet dorso-ventral; après avoir parcouru une certaine longueur, elle se recourbe à nouveau en arrière pour se diriger du côté de l'orifice expirateur, en avant duquel elle se termine en s'insérant, lorsque ses connexions ne sont pas rompues à la base de la lame en lyre. La lame externe débute en arrière de la précédente, laissant même entre elle et cette dernière au niveau de son origine, un espace libre ayant la forme d'un triangle isocèle à base supérieure, et dont la présence indique la séparation et l'éloignement des filaments branchiaux internes et externes en cet endroit. Cette lame, qui part du lobe palléal au voisinage du crochet, suit une direction dorso-ventrale d'abord, puis antéro-postérieure; elle épouse la forme de la lame interne dans sa deuxième et sa troisième partie et a la forme d'un J, par exemple que la lame interne a la forme d'un S (Voy. fig. 37). Au point de vue de leur longueur, ces deux lames sont donc inégales. Elles le sont aussi au point de vue de leur dimension transversale, comme le montre la coupe schématique transversale (Voy. fig. 38) passant à peu près au milieu de l'organe.

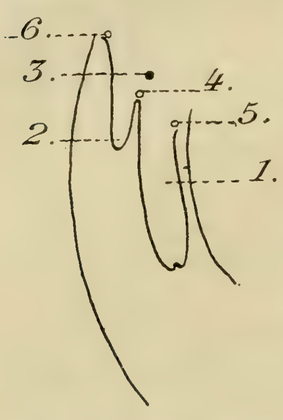


Fig. 38. — Schéma montrant la disposition des lames branchiales chez les *Chamidæ* (coupe transversale). — 1, lame interne; 2, lame externe; 3, nerf branchial; 4, vaisseau efférent; 5, 6, vaisseaux afférents. Le bord libre de la lame interne présente le sillon décrit. A signaler les solutions de continuité entre la branchie d'une part, et le lobe palléal et la masse viscérale d'autre part.

Les branchies des Chames sont plissées comme celles des Cardiums et aussi comme celles des Huîtres et des Æthéries;

mais les plis sont moins profonds aux deux extrémités de l'organe et plus particulièrement à l'extrémité antérieure que dans la région moyenne. Au lieu d'être rectilignes, ces plissements sont eux-mêmes très légèrement sinueux, et dans beaucoup de cas contournés en S, comme cela peut se voir sur la figure 37. Sur un exemplaire de *Chama iostoma* Conr., j'ai compté pour la lame interne de la branchie gauche 97 plissements et 83 pour l'externe. Chaque pli du fond d'un sillon à celui du sillon suivant, comprend environ dans la région moyenne de l'organe 20 à 25 filaments.

Si nous considérons à nouveau la figure 38, nous voyons que le bord libre du feuillet branchial interne présente un sillon assez profond, divisant en deux moitiés les éléments ; ce sillon n'existe pas au bord libre du feuillet branchial externe, ce qui semblerait prouver que la lame interne seule possédat un véritable feuillet réfléchi, suivant la signification précise que l'on attribue à ce terme. On retrouve la même disposition chez les Cardiidés et les Tridacnidés qui, par l'ensemble de leurs caractères anatomiques, semblent être très proches parents des Chames.

Au voisinage du bord libre de la lame externe, les plis s'atténuent et disparaissent même tout à fait.

Les Chames sont des Eulamellibranches : leurs branchies, formées de filaments juxtaposés, sont treillagées, c'est-à-dire qu'elles présentent des jonctions interfilamentaires qui forment des lignes parallèles à leur surface et, rencontrant perpendiculairement les filaments, déterminent la présence de fenêtres rectangulaires allongées suivant la longueur de la lame. En plus de ces jonctions interfilamentaires, il existe des jonctions interfoliaires qui consistent en des lames s'insérant sur les fonds de deux plissements situés en face l'un de l'autre et divisant la partie intérieure de chaque feuillet branchial en loges. Pour la branchie interne, ces cloisons interfoliaires existent dans la région moyenne de l'organe tous les cinq plis ; dans sa région antérieure, c'est-à-dire à l'origine, elles sont plus fréquentes, et il en est de même dans la région postérieure, c'est-à-dire à la terminaison. Ces cloisons interfoliaires croissent d'épaisseur d'avant en arrière.

La branchie externe présente les mêmes cloisons interfoliaires ; toutefois, ces cloisons sont plus nombreuses et à chaque plissement il en correspond une.

Les cloisons interfoliaires de la branchie interne n'atteignent pas tout à fait le bord libre du feuillet réfléchi, comme le montre la figure.

En plus de ces connexions interfilamentaires et interfoliaires, il existe d'autres connexions auxquelles on peut donner le nom de connexions interplicaturales. Ces connexions réunissent les fonds de deux sillons consécutifs. Dans la lame externe, elles sont peu développées ; dans la lame interne, au contraire, elles sont très considérables, et, dans les parties voisines de l'axe, elles sont très larges et forment une sorte de voile étendu sur toute la partie supérieure des gouttières.

L'innervation et la circulation des branchies seront décrites à propos des appareils nerveux et circulatoires.

Tube digestif. — La bouche est située immédiatement au-dessus du muscle adducteur antérieur et dorsalement par rapport à lui. Nous constaterons chez les Æthéries la présence du même caractère.

Elle est entourée des quatre palpes labiaux assez courts, dont les bords antérieurs et dorsaux sont, sur presque tout leur parcours, soudés au manteau, autre point de convergence avec les Æthéries. Ces palpes présentent, sur leurs faces d'accolement et sur cette face seule, des plissements transversaux. On voit entre les deux palpes d'un même côté, l'origine de la lame branchiale interne.

Chez la *Chama iostoma* Conr., où j'ai étudié le tube digestif en détail, à la bouche fait suite un court œsophage, après lequel on pénètre dans l'estomac, lequel présente un léger diverticulum antérieur. L'intestin sort de la face ventrale de l'estomac et sa direction fait un angle à peu près droit avec celle de l'œsophage. Il se rapproche de la face latérale gauche, c'est-à-dire de celle qui répond à la valve fixée ; arrivé à l'extrémité ventrale de la bosse viscérale, il se recourbe et remonte parallèlement à sa première direction, en se rapprochant de la face latérale droite ; puis bientôt il regagne le plan sagittal, traverse le cœur, passe en arrière du muscle adducteur postérieur et se

termine enfin à l'anus situé légèrement au-dessus de l'orifice expirateur.

Foie. — Le foie est assez peu développé chez les Chames et ne présente rien de particulièrement intéressant pour le point de vue envisagé ici. Comme chez les autres Acéphales, c'est une glande acineuse dont les cæcums ne sont pas dans le cas particulier nettement séparés. Elle est noyée dans la glande génitale et débouche à l'intérieur de l'estomac par deux orifices assez symétriques.

Organes génitaux. — Ainsi que l'a vu, en 1859, H. de Lacaze-Duthiers, les Chames sont des Acéphales monoïques. Extérieurement, il est difficile de distinguer les mâles des femelles, si ce n'est par l'aspect de la glande elle-même, dont il m'a semblé que les acini étaient plus visibles chez les femelles. Chez les mâles, la glande a une apparence unie et homogène qui ne trompe pas.

Comme chez tous les autres Acéphales, les glandes génitales sont des glandes en grappe, et, je n'insisterai pas sur leur description qui ne présente rien de particulier, ni d'intéressant, pour le point de vue auquel je me place. Ces glandes génitales occupent dans la bosse viscérale toute la place qui n'est pas occupée par le tube digestif, le foie, l'organe de Bojanus et les organes de la circulation.

Chez la *Chama iostoma* Conr., les organes génitaux s'ouvrent à l'extérieur par deux orifices, l'un droit, l'autre gauche, qui débouchent dans une petite papille située dans la cavité branchiale, à l'angle que forme la paroi de la bosse viscérale avec le méso suspenseur de la branchie. Dans cette papille s'ouvre également le conduit exsécréteur de l'organe de Bojanus. En dedans est le canal génital, en dehors le canal sécréteur (Voy. fig. 39).

Péricarde ou cavité générale. — Le péricarde n'est pas très spacieux chez les Chames ; c'est une petite cavité allongée d'avant en arrière et qui se trouve située dans la région umbonale entre les extrémités dorsales des deux muscles adducteurs. Il est limité dorsalement par une partie cardinale du manteau sur laquelle s'insère la membrane intercardinale. Sa paroi ventrale repose sur la glande génitale et dans ses parois

latérales on aperçoit, par transparence, la couleur brune des organes de Bojanus.

Dans la région antérieure du péricarde se trouvent les deux orifices bojano-péricardiques, très difficiles à voir d'ailleurs chez toutes les Chames.

Grobben (86) a signalé la présence de glandes péricardiques.

Organe de Bojanus. — L'organe de Bojanus a chez les Chames

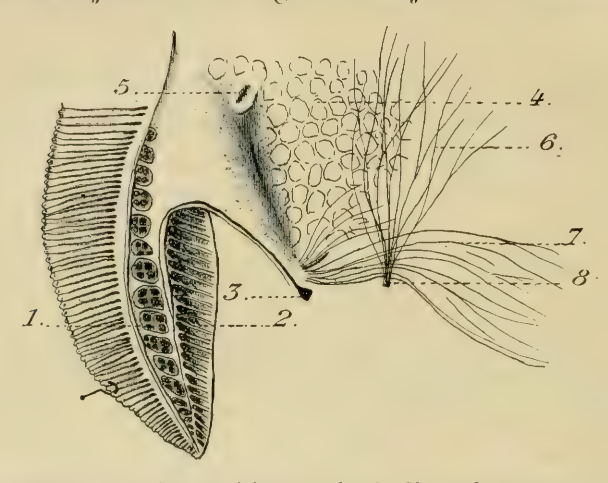


Fig. 39. — Branchies et régions avoisinantes chez la *Chama lazarus* Lmck. — 1, branchie (lame interne); 2, branchie (lame externe). On y voit très nettement les jonctions interfoliaires et interplicaturales; 3, ganglion viscéral d'où part le nerf branchial suivant le bord antérieur du méso ; 4, glande génitale, vue par transparence; 5, papille bojana-génitale ; 6 et 8, muscle rétracteur supérieur; 7, muscle rétracteur postérieur.

une forme allongée dorso-ventralement, son extrémité dorsale étant plus grosse que son extrémité ventrale. On l'aperçoit par transparence dans la paroi latéro-ventrale du péricarde.

L'organe de Bojanus s'ouvre d'une part, dans le péricarde (région antérieure); il débouche d'autre part à l'extérieur, au niveau de la papille déjà signalée en dehors du canal génital.

Chez les Chames, les deux glandes bojaniennes droite et gauche sont nettement séparées l'une de l'autre.

Appareil circulatoire. — L'appareil circulatoire des Chames ne présente rien de particulier. Il a été étudié chez la *Chama Rupellii* Reeve par Ménégaux (90).

L'étude que j'en ai faite a porté surtout sur l'espèce *Chama iostoma* Conr.

Le cœur se compose, comme celui de tous les Acéphales bien évolués, d'un ventricule petit, arrondi, musculeux et épais, que traverse le tube digestif. Ce ventricule est relié à la paroi ventrale du péricarde qui, se relevant en cette région, constitue une sorte de colonne à base très élargie, au centre de laquelle se trouve la portion ascendante du tube digestif. Ce dernier traverse le cœur, l'abordant donc par sa face inférieure ou ventrale, et le quittant par la dorsale. Aussitôt sa sortie du cœur, l'intestin se dirige en arrière pour longer le bord postérieur du muscle adducteur postérieur. Le ventricule communique latéralement avec deux oreillettes à parois très minces, sensiblement égales, et qui ne se réunissent pas ventralement. Les orifices ventriculo-auriculaires sont munis d'un anneau musculeux très fort dépendant du ventricule et possédant des valvules.

Le ventricule émet deux aortes, l'une antérieure, à l'origine de laquelle est une valvule, l'autre postérieure. Ménégaux a pu étudier d'une façon plus complète que je n'ai pu le faire ces artères et leurs branches, ayant eu à sa disposition des matériaux en meilleur état que les miens et se prêtant mieux aux injections.

Sur les animaux que j'ai étudiés, l'aorte antérieure suit un peu à droite (du côté de la valve libre par conséquent), au-dessus du tube digestif, la dépression cardinale. Sur la *Chama Ruppelli* Reeve qui est celle qu'a étudiée Ménégaux et où la fixation se fait par la valve droite, elle suit un peu à gauche la même dépression. Bientôt elle donne des artérioles destinées aux lobes palléaux et dont la plus considérable se rend au lobe palléal répondant à la valve fixée. De l'aorte antérieure partent aussi, près de sa naissance, des artérioles destinées à la membrane interbranchiale.

Vient ensuite l'artère viscéro-pédieuse qui, passant du côté de la valve fixée par rapport au tube digestif, irrigue les palpes labiaux, le tube digestif, le foie, la partie antérieure de la glande génitale et le pied.

A sa terminaison, l'aorte antérieure donne les deux circumpalléales antérieures qui naissent au niveau de l'extrémité supérieure du muscle adducteur antérieur qu'elles irriguent. Elles suivent la commissure palléale.

L'aorte postérieure est très courte; elle est située ventralement par rapport au tube digestif et donne bientôt les deux circumpalléales postérieures qui s'unissent le long de la commissure palléale aux deux circumpalléales antérieures. Auparavant, elle a émis une branche qui, passant en avant du muscle adducteur postérieur, l'irrigue ainsi que le ganglion viscéral.

De ces différentes artères, le sang passe dans les lacunes dont la plus importante est le sinus rénal situé en avant du muscle adducteur postérieur. Le sinus pédieux est extrêmement réduit.

Du sinus rénal ou lacune médiane, le sang passe dans les vaisseaux afférents (artères branchiales), lesquels suivent le bord supérieur des feuillets réfléchis des branchies.

Il y a quatre artères branchiales, deux droites et deux gauches.

De ces quatre grandes artères, le sang se distribue dans le système capillaire des branchies suivant le mode décrit par Ménégaux et gagne enfin les vaisseaux efférents ou veines branchiales, au nombre de deux, l'une droite, l'autre gauche, situées à la base de la cténidie, dans le méso-branchial et qui communique largement avec l'oreillette.

Le sang suit donc un trajet en tout analogue à celui qu'il parcourt chez les autres Acéphales : parti du cœur, il passe par les artères, irrigue les organes, passe dans les lacunes, puis dans les branchies, où il s'hématose, et, de là, retourne au cœur.

Système nerveux. — Le système nerveux des *Chama* ne présente rien de spécial. Je l'ai particulièrement étudié chez la *Chama iostoma* Conr.

Les ganglions cérébro-palléaux se trouvent situés de chaque côté de la bouche, au-dessus de laquelle passe la commissure antérieure. Chaque ganglion cérébro-palléal émet en avant un nerf qui longe la face postérieure du muscle adducteur antérieur et bientôt se divise en deux branches. C'est le nerf palléal antérieur. Du ganglion cérébro-palléal part également le grand connectif cérébro-viscéral qui, situé profondément, repose en avant sur le foie, passe en pleine glande génitale et rejoint le ganglion viscéral unique constitué par la réunion des deux ganglions droit et gauche. Ce ganglion repose sur la face antérieure du muscle adducteur postérieur comme chez les autres Acéphales. En dehors des connectifs cérébro-viscéraux, ce gan-

glion émet plusieurs branches : le nerf palléal qui suit la face antérieure du muscle adducteur postérieur et gagne bientôt, après s'être divisé en deux branches, sa face postérieure, et le nerf branchial qui suit le bord postérieur libre du méso-branchial.

En plus du nerf palléal antérieur et du connectif cérébro-viscéral, chaque ganglion cérébro-palléal émet un connectif cérébro-pédieux très mince. Les deux connectifs cérébro-pédieux aboutissent à un ganglion pédieux unique situé à la base du pied et duquel partent quelques filets nerveux destinés à l'innervation de cet organe rudimentaire.

L'état des pièces que j'avais à ma disposition ne m'a pas permis d'étudier les organes des sens.

Embryogénie.

En dépit du grand intérêt qu'elle semble devoir comporter en vue de l'explication possible des formes fossiles, l'embryogénie des Chames semble avoir été singulièrement négligée (Voy. Jackson (90) et F. Bernard (97). L'embryogénie des premiers stades paraît *a priori* devoir se rapprocher beaucoup de celle que l'on observe chez les autres Acéphales; nous ne nous en occuperons pas; celle des derniers stades au contraire nous intéressera, et, plus particulièrement l'histoire du développement de la coquille.

Sur les polypiers et sur les coquilles des différents Lamellibranches rapportés du golfe de Tadjourah par M. Ch. Gravier, j'ai, à l'aide de la loupe binoculaire de Zeiss, pu découvrir des Chames de tout âge, depuis la prodissoconque, qui a envion $\frac{1}{3}$ de millimètre de long, jusqu'à la forme ayant 1 millimètre et plus (dimensions auxquelles on peut considérer que l'animal a à peu près acquis les caractères de l'adulte).

Je ne veux point insister sur la difficulté de cette récolte, sur les accidents de toutes sortes, causes d'amères déceptions, qui peuvent survenir aux échantillons si petits et si fragiles que le moindre souffle peut les emporter, mais je tiens à répondre par avance à une question que beaucoup de lecteurs se poseront peut-être et à laquelle j'ai déjà répondu, d'ail-

leurs, en partie dans la chapitre I, à propos de l'exposé de mes méthodes de recherches. On pourrait se demander comment, lorsque l'on a affaire à une forme jeune de Lamellibranche provenant de la mer Rouge, on peut reconnaître qu'elle appartient à une espèce du genre *Chama*? D'abord, si l'animal est déjà fixé il n'y a pas de doute possible, les Chames étant les seuls Acéphales dimyaires fixés en position pleurothétique existant dans la mer Rouge et le golfe d'Aden et leurs formes jeunes ne pouvant être confondues ne serait-ce qu'à cause de leur dentition, avec celles des Spondyles, des Huîtres ou de Plicatules. Lorsque, par contre, l'on a affaire à un animal non encore fixé, la diagnose est plus délicate et, dans ce cas, on doit se fier aux ornements de la coquille qui sont précisément pour les jeunes Chames très particuliers; de plus, par la méthode des comparaisons d'individus de dimensions croissantes, on peut arriver à établir une série de formes qui se relient les unes aux autres et finissent par aboutir à une forme adulte connue; de plus, enfin, les différentes formes aux différents stades de développement peuvent bien se discerner sur les jeunes coquilles de 1 millimètre de diamètre, ce qui permet de reconnaître et de déterminer les individus arrêtés à un stade ontogénique moins avancé.

Ces procédés sont aussi, ainsi que je l'ai dit, ceux qui furent employés par F. Bernard, et on sait ce qu'ils lui ont donné. Enfin, ayant comparé les formes de jeunes Chames que j'avais recueillies à deux jeunes individus vraisemblablement fossiles recueillis jadis par Félix Bernard et qu'il n'a pas eu le temps d'étudier d'une façon complète, je me suis aperçu que j'étais complètement d'accord avec lui. Je crois par conséquent que l'identité de mes matériaux ne peut être mise en doute.

Il m'a été impossible de mettre des noms spécifiques sur ces formes jeunes de Chames que j'ai étudiées. En effet, M. Ch. Gravier a recueilli des Chames appartenant à plusieurs espèces différentes dont je donnerai, d'ailleurs, ultérieurement la liste, et une forme jeune quelconque aurait pu être attribuée avec autant de raisons à l'une ou à l'autre de ces espèces.

1° *Prodissoconque.* — La prodissoconque de *Chama sp.* — j'ai pu en recueillir 6 exemplaires — est une petite coquille

équivalve et équilatérale de $\frac{1}{3}$ de millimètre de long à peu près, allongée d'avant en arrière. Elle est lisse, dépourvue de tout ornement et ne possède pas de dents, comme c'est la règle pour toutes les prodissoconques d'Hétérodontes. A son sommet je n'ai pu distinguer la limite du protostracum dont F. Bernard a signalé l'existence pour plusieurs espèces. D'après Jackson (90), p. 370, les crochets seraient dirigés en avant. Il ne m'a pas paru en être ainsi sur mes exemplaires.

2° *Dissoconque.* — Dans le développement de la dissoconque ou coquille définitive, il ne me semble pas nécessaire d'admettre pour le genre *Chama*, ni pour d'autres d'ailleurs, les deux stades népionique et néologique qu'a distingués Jackson (90). Ils seraient d'ailleurs, dans ce cas particulier, difficiles à séparer, et, il semble plus simple de considérer pour les Chames deux stades, l'un qui précède la fixation, l'autre, l'adulte, qui la suit.

α. *Coquille définitive avant la fixation.* — Je n'ai pu en recueillir qu'un seul exemplaire heureusement complet et 4 valves isolées, 1 droite et 3 gauches, de même taille. C'est d'après l'exemplaire complet, qui est d'ailleurs représenté dans la figure 41, que je fais cette description. Pendant un certain temps, après le développement de la prodissoconque, la coquille définitive conserve sa forme équilatérale. Mais bientôt, à partir à peu près du moment où elle atteint $\frac{1}{2}$ millimètre de diamètre antéro-postérieur, les zones d'accroissement se développent davantage dans la région postéro-ventrale et de moins en moins en avant, il en résulte que lorsque la coquille a atteint $\frac{1}{2}$ ou $\frac{2}{3}$ de millimètre de diamètre, ce qui marque à peu près le stade à partir duquel elle se fixe, elle affecte la forme inéquilatérale d'un Anisomyaire très voisin encore des Isomyaires, quelque chose rappelant un *Lithocardium* encore peu évolué. Les valves de cette petite coquille, que l'on peut désigner sous le nom de *forme inéquilatérale* ou *Lithocardioïde*, sont à peu près égales et semblables, très bombées, rappelant même par leur profil coronal la forme d'un petit *Cardium*. Elles ne présentent pas l'arête dorso-ventrale, si aiguë, qui est la caractéristique des

Lithocardium, mais une arrête sensiblement plus mousse ; ventralement elles se terminent comme eux par une partie légèrement en pointe ou même en crochet. A ce stade inéquilatéral les jeunes Chames ont encore la forme des Acéphales euthétiques, c'est-à-dire que leurs deux valves sont semblables, qu'elles sont symétriques par rapport au plan sagittal. Leur ornementation est très spéciale et ne rappelle en rien celle des Chames adultes ; elle consiste en côtes radiales bien marquées, analogues à celles des *Cardium* en général : mais ces côtes au lieu d'être continues sont croisées et même souvent interrompues par des stries d'accroissement très accusées dont le relief est peut-être aussi marqué que le leur. Il en résulte un aspect d'ornementation



Fig. 40. — Coupe transversale de jeune *Chama sp.* avant la fixation. Cette figure est destinée à montrer l'arête mousse dorso-ventrale.

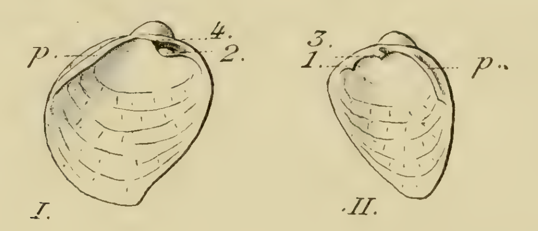


Fig. 41. — Vue intérieure de deux valves (individus différents) de *Chama sp.* avant la fixation. — I, valve devant être fixée ; II, valve libre ; 1, dent 1 ; 2, dent 2 ; 3, dent 3 ; 4, dent 4 ; *p*, dent latérale postérieure. A remarquer les limites de la prodissoconque et l'ornementation de la dissoconque, vue par transparence.

extérieure qui rappelle un peu, quoique moins vigoureux, dans la famille des *Veneridæ*, celui des *Venerupis*, auxquels Jackson (91), F. Bernard (98) et moi sommes d'accord pour les comparer. Sur de jeunes Chames déjà fixées, représentées par Rouault dans son mémoire sur l'Éocène des environs de Pau, on retrouve figurées ces mêmes ornementations qui d'ailleurs chez les *Échinochama* adultes sont encore souvent visibles.

Sur ces jeunes coquilles il m'a été impossible de distinguer nettement les traces des impressions musculaires, mais il est possible, même probable, que, comme chez les *Lithocardium*

adultes, le muscle adducteur antérieur soit chez les jeunes Chames moins développé que le postérieur.

Les dents de la charnière rappellent celles de la Chame adulte, mais sont moins fortes et plus nettement individualisées.

La formule dentaire est la suivante :

	LA	C.	LP
V dr.	0	1 : 3 :	1 :
V g.	0	: 2 : 4	: 2

Comme on peut s'en rendre compte, cette formule très voisine, par l'absence de dents latérales antérieures, de celle des *Lithocardium*, est semblable à celle des Chames adultes, avec cette différence qu'à la valve droite il existe du moins sur les individus que j'ai observés une dent cardinale de plus, la dent 1. Chez les Chames adultes, en effet, cette dent 1 n'existe pas ; dans certains cas, je l'ai vue ébauchée mais jamais elle ne présente la netteté de celles des formes jeunes avant la fixation. Chez les Dicératinés, au contraire, cette dent existe et il est précisément intéressant de rapprocher à ce point de vue les formes jeunes des Chaminés des Dicératinés. F. Bernard (97) avait également constaté la présence de la dent cardinale 1 des *Diceras* sur les formes jeunes de Chames. Nos observations concordent donc.

De plus, à ce stade, la dent cardinale 4 a paru à F. Bernard (97) comme à moi extrêmement réduite. Elle doit vraisemblablement prendre son complet développement plus tard (Voy. fig. 41). Les dents des jeunes Chames à ce stade ont un volume moins considérable que celle des Chames adultes par rapport aux dimensions de la coquille. La figure 41 dispense, d'ailleurs, de plus amples développements.

Comme chez les autres Acéphales, et ainsi que l'ont montré Munier-Chalmas (95) et F. Bernard (95), le ligament existe au début dans une petite fossette triangulaire située au niveau du crochet et légèrement dirigée d'avant en arrière. Peu à peu il se développera d'avant en arrière tout en tendant à devenir extérieur. Rien de particulier n'offre, pendant ce stade antérieur à la fixation, le développement du ligament chez les Chames.

β. *Coquille définitive après la fixation.* — J'ai pu recueillir un

grand nombre de jeunes *Chama iostoma* Conr. fixées, depuis les plus petites jusqu'aux formes adultes, ayant atteint leur maximum. Lorsque la jeune Chame a atteint à peu près $\frac{1}{2}$ ou $\frac{2}{3}$ de millimètre de diamètre antéro-postérieur, elle se fixe par une de ses valves; sur l'espèce que j'ai étudiée à ce propos (*Chama iostoma*), la valve par laquelle la fixation s'opère est la gauche, et cette fixation se fait toujours par la région antérieure exclusivement. Chez d'autres espèces, — *Chama Brassica* Reeve, par exemple, — la fixation se fait par toute la surface de la valve. Dans l'un et l'autre cas, aussitôt la fixation produite, la région de la coquille qui est fixée tend manifestement, par la disposition de ses zones d'accroissement successives, à prendre la forme arrondie. J'ai eu la chance de pouvoir suivre le processus par lequel cet arrondissement s'accomplit.

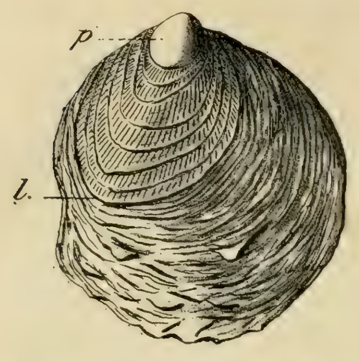


Fig. 42. — Jeune *Chama sp.* après la fixation, valve libre vue extérieure. — *p*, prodissoconque; *l*, limite de la dissoconque avant la fixation caractérisée par son ornementation spéciale $l = \frac{1}{2}$ mill.

Comme il vient d'être dit, chez les Chames, comme d'ailleurs chez tous les autres Acéphales, le ligament qui débute au niveau du crochet s'étend peu à peu d'avant en arrière. Les zones d'accroissement de la coquille, ainsi que l'a reconnu pour l'ensemble des Acéphales F. Bernard (95), débutent, d'autre part, en arrière, au point où le ligament s'est arrêté après chaque période d'accroissement : le ligament s'avance en même temps qu'une zone calcaire se forme ; le ligament avance à nouveau et il se forme en même temps une nouvelle zone calcaire et ainsi de suite. Si le ligament et la coquille croissent avec une rapidité ou mieux une intensité à peu près égale, il est facile de concevoir que le premier s'étendra suivant une ligne à peu près droite d'avant en arrière, qui rencontrera perpendiculairement les zones d'accroissement. C'est ce que l'on observe chez l'*Anodonta cygnea* Lnck, par exemple, dont le ligament est à peu près rectiligne. Mais, cet équilibre entre

l'intensité de croissance du ligament et l'intensité de croissance de la coquille peut, dans certains cas, ne pas exister ; c'est ce qui se produit, par exemple, pour un certain nombre d'Acéphales, comme l'*Isocardia*, par exemple. Chez les Chames les choses ont une tendance manifeste à se passer de la même façon. Lorsqu'elles se fixent, quoiqu'encore de petite taille $\left(\frac{1}{2} \text{ ou } \frac{2}{3} \text{ de millimètre}\right)$, elles sont, au point de vue ontogénique, déjà assez avancées et après la fixation, le ligament continue à croître avec une intensité telle que la coquille semble ne pas pouvoir le suivre. Une couche calcaire se dépose et en même temps le ligament parcourt un grand espace le long du bord postérieur de la coquille, avant que la couche calcaire suivante n'ait commencé à se développer. Il en résulte que le ligament au lieu de suivre une ligne droite, comme chez l'*Anodonta cygnea* Lmck, suit une ligne courbe le long du bord postérieur de la coquille et que chaque zone calcaire concentrique de cette dernière commence toujours de plus en plus ventralement. Lorsque la coquille a en somme 1 millimètre de diamètre, son ligament s'étend suivant une ligne courbe depuis son crochet le long du bord postérieur de la coquille et les zones d'accroissement calcaire, au lieu de le rencontrer à peu près perpendiculairement, comme chez l'*Anodonta cygnea* Lmck, le rencontrent suivant un angle très aigu (Voy. fig. 43) (1).

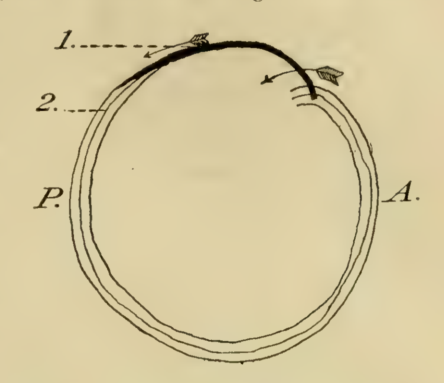


Fig. 43. — Schéma destiné à indiquer le mode d'enroulement des crochets chez les Chames. — A, côté antérieur; P, côté postérieur; 1, ligament; 2, couches calcaires concentriques.

F. Bernard a montré que dans un Acéphale à ligament rectiligne, les choses se passaient absolument comme, si les valves tournant autour du ligament comme autour d'une charnière et s'écartant progressivement l'une de l'autre, la substance

(1) Il est important de ne pas oublier que des phénomènes de croissance de la coquille et du ligament sont absolument concomitants.

calcaire tendait à remplir continuellement l'espace laissé libre entre les bords.

Chez la Chame, par le fait que le ligament au lieu de suivre dans son développement une marche rectiligne, suit une marche curviligne, l'axe autour duquel tournent les valves tend à se déplacer progressivement d'avant en arrière, restant toujours tangent au bord ligamentaire ; il s'ensuit que les valves tendent de plus en plus à s'écarter l'une de l'autre en avant et que le ligament se fend de plus en plus dans sa partie antérieure, c'est-à-dire la plus ancienne. En outre, comme chaque nouvelle couche calcaire tend à remplir constamment l'espace laissé libre par l'entrebâillement des valves, ils s'ensuit que l'apport de calcaire s'étend de plus en plus en avant à mesure que le ligament se déplace vers l'arrière, empiétant toujours sur la partie antérieure divisée de ce dernier. Il est facile de se rendre compte qu'un enroulement dans le sens de la flèche est le résultat final de tout ceci et que le contour sagittal arrive à être complètement arrondi.

En résumé donc, la fixation semble provoquer une tendance à l'acquisition de la forme arrondie qui s'acquiert par enroulement, lequel est rendu possible par la rapidité et l'intensité de croissance du ligament, qui doit être un fait propre aux Chamidés comme aux *Isocardia* par exemple.

A mesure que l'animal vieillit, le point *l'* se déplace vers l'arrière et la partie *l m'* du ligament décrit une hélice (Voy. fig. 23).

Lorsque la fixation s'est établie, d'autres caractères apparaissent. Ce sont d'abord ceux des ornements extérieurs de la coquille : les couches calcaires concentriques se déposent avec une telle rapidité et sont tellement serrées que les stries rayonnantes ne sont plus visibles ; de plus, elles deviennent irrégulières, se couvrent de productions diverses et l'on arrive ainsi à cet aspect extérieur si particulier qu'ont les *Chama iostoma* Conr. par exemple, caractérisé par l'absence de stries radiales, et la présence de stries concentriques irrégulières couvertes d'épines, de tubercules ou de lames.

Outre cela, les dents de la charnière changent d'aspect ; à la valve fixée la dent cardinale 2 prend des dimensions considérables ; à la valve libre, la dent 1 disparaît, n'existant plus

chez l'adulte qu'à titre d'exception, et encore très réduite ; la dent 3 et la dent latérale postérieure tendent à se confondre ; et, ainsi s'établit la formule dentaire connue du genre *Chama* adulte.

Physiologie.

N'ayant pu me procurer de Chames vivantes et n'ayant pu, à plus forte raison, les observer dans leur milieu, j'ai dû naturellement laisser de côté l'étude de leur physiologie spéciale qui, vraisemblablement, ne doit guère différer de celle des autres Acéphales, et me contenter au point de vue éthologique des observations des autres. C'est ainsi que je me suis rapporté aux descriptions de Saville-Kent (93) concernant les Chames qui vivent sur le grand récif-barrière d'Australie et à celles de François (89) qui, dans une correspondance qui fut publiée dans les *Archives de Zoologie expérimentale*, donne des détails sur le mode d'existence des Chames d'Océanie. Mais c'est à M. Ch. Gravier surtout que je dois les plus nombreux et les plus précis de mes renseignements éthologiques. M. Ch. Gravier, en effet, a accompli durant l'hiver 1903-1904, dans le golfe de Tadjourah, une mission du Ministère de l'Instruction publique. Je lui avais indiqué avant son départ d'une façon tellement précise les renseignements qu'il m'était utile d'avoir, que les observations qu'il a recueillies ont à mes yeux une valeur sensiblement égale à celle qu'elles auraient pu avoir si elles avaient été prises par moi-même.

Les Chames sont des Mollusques marins qui ont une aire de répartition assez étendue suivant une large zone disposée de part et d'autre de l'Équateur. Elles sont déjà presque rares dans la Méditerranée et au delà, c'est-à-dire dans l'Océan Atlantique, elles sont rarissimes [Voy. *Chama Nicolloni* (Dautz) signalée par Dautzenberg (92)]. Il semble qu'il leur faille une certaine température et ce sont d'ailleurs, comme les *Diceras* et les Rudistes de jadis, des Mollusques constructeurs de récifs.

Elles sont fixées en position pleurothétique par l'une de leurs valves, le plus souvent la gauche, quelquefois la droite suivant les espèces (1).

(1) Je n'ai jamais constaté que dans la même espèce il y ait des individus fixés les uns par une valve, les autres par l'autre.

La fixation se fait, pour un certain nombre d'espèces, par la région antérieure de la valve seulement, pour d'autres par l'ensemble de la surface valvaire. Chez les premières le plan sagittal est oblique par rapport à la surface de fixation ; chez les secondes, il est parallèle, c'est-à-dire le plus souvent horizontal.

Les Chames sont des animaux essentiellement littoraux qu'on trouve, soit dans la zone de balancement des marées, c'est-à-dire recouverts d'eau à haute mer, découverts à mer basse, soit dans la zone qui suit celle du balancement des marées, c'est-à-dire constamment recouverts d'une certaine épaisseur d'eau même pendant les marées les plus basses. A basse mer cette épaisseur ne dépasserait jamais, d'après M. Ch. Gravier, trois ou quatre mètres.

D'après ce même auteur, les Chames auraient dans le golfe de Tadjourah deux habitats principaux : 1° sur les parties mortes des polypiers, et elles semblent rechercher les formes massives, ceux qui sont eux-mêmes le plus solidement fixés ; ce sont les formes fixées par l'ensemble de leur valve (*Chama brassica* Reeve) qu'on trouve fixées aux polypiers comme un nid aux branches d'un arbre. Elles ne découvrent jamais complètement à mer basse.

2° Sur des plateaux calcaires, et ce sont les formes fixées par la région antérieure seulement et qui découvrent à chaque marée. Lorsque les vagues ont dénudé un de ces plateaux calcaires dont est formé le sous-sol de la région, on est à peu près sûr de trouver ce plateau recouvert d'un véritable champ de Chames fixées d'une façon si solide que l'intervention du ciseau et du marteau est presque toujours nécessaire pour les détacher.

Celles qui se trouvent dans la partie haute du plateau, c'est-à-dire celles qui restent découvertes le plus longtemps à marée basse, sont le plus souvent logées dans de petites cuvettes où elles peuvent conserver leur humidité, fait à rapprocher des conditions ordinaires d'existence déjà signalées des Moules de roche dans la baie de Douarnenez. M. Ch. Gravier a observé de ces champs de Chames au plateau du Serpent et aux îles Musha.

Les formes de cette deuxième catégorie sont lisses, semblant

roulées, alors que les premières, qui vivent toujours sous une certaine épaisseur d'eau, présentent des ornements qui seraient très nets sans la gangue calcaire qui les recouvre.

La raison de cette différence d'aspect est aisée à comprendre et fait songer que peut-être bien des espèces créées en raison de l'absence de tout ornement à la surface de leur coquille ne devraient pas exister.

D'après M. Ch. Gravier, les Chames vivant sur les plateaux calcaires se rencontreraient souvent groupées par deux individus qui seraient de taille inégale.

En somme, les Chames sont des animaux littoraux recherchant surtout les eaux chaudes et agitées et par conséquent claires et bien aérées. C'est l'éthologie habituelle des Dimyaires fixés en position pleurothétique.

D'après les documents que j'ai consultés, il semble que pour les Chames les conditions d'existence soient à peu près les mêmes partout.

Affinités.

La question des affinités des Chames constitue un grave problème.

La plupart des auteurs s'accordent à faire des Chames des *Cardiidæ*. C'est à côté de ces derniers d'ailleurs qu'on les classe le plus souvent dans les traités de Zoologie et dans les galeries de collections.

Voyons sur quoi l'on peut baser cette opinion.

Lorsqu'on écarte les deux valves d'une Chame d'espèce quelconque et que l'on dilacère l'un des lobes de son manteau, la première chose qui saute aux yeux de l'observateur, c'est la branchie, grâce à laquelle on est immédiatement obligé de classer l'animal dans le groupe des Eulamellibranches, c'est-à-dire des Acéphales à branchies treillagées. On ne tarde pas à s'apercevoir ensuite que les deux lobes palléaux sont réunis, ne laissant que trois ouvertures, deux siphonales et une pédieuse, ce qui oblige immédiatement à penser que les Chames Acéphales fixées en position pleurothétique dérivent d'animaux primitivement céphalothétiques. La séparation très nette

entre l'orifice inspirateur et l'ouverture pédieuse, nous font éliminer parmi ces derniers, tous ceux de la première catégorie (*Submytilacea* et surtout les *Carditidæ* dont on pourrait être tenté de les rapprocher (1); le peu de longueur des tubes siphonaux, la disposition du ligament, nous font également éliminer ceux de la troisième, parmi lesquels, au contraire, doit être recherchée l'origine des *Myochamidæ* et des *Chamostreidæ* dont il sera question plus loin. Les Chames semblent donc être des céphalothétiques de la deuxième catégorie adaptés à la fixation pleurothétique.

Examinons maintenant les différents organes et appareils de Chamidés en essayant de les rapprocher de ceux des animaux de ce groupe avec lesquels ils peuvent avoir quelque affinité.

Coquille : Un caractère qui au point de vue de la recherche des affinités peut avoir une grande importance, est celui qu'on tire de leur ornementation. Sur les Chames adultes, l'ornementation est difficilement caractérisable. Outre que la coquille est le plus souvent recouverte de différentes productions qui en cachent les détails, les épines, les lames et tubercules des stries concentriques prennent une telle importance que beaucoup de détails des stries radiales deviennent méconnaissables. Ce n'est donc pas sur les coquilles de Chames adultes qu'il semble qu'il faille rechercher les caractères de parenté. Sur les formes jeunes au contraire non encore fixées, les ornements sont très spéciaux et se rapprochent infiniment de ceux que l'on rencontre à l'état adulte chez certains Vénéridés, comme s'accordent à l'affirmer Jackson (90), F. Bernard (97) et moi-même; ils n'ont aucun rapport avec l'ornementation des Cardiidés ainsi que Douvillé en fait la juste remarque. Mais la dentition des jeunes Chames se rapproche absolument de celle des *Cardiidæ* adultes, et plus particulièrement de celle du genre *Lithocardium*, chez lequel comme chez les Chames la dent latérale antérieure a disparu.

Ligament : Chez les Chames, le ligament est comme chez les Tridacnes, un peu moins externe que chez les *Cardium*.

(1) Il ne serait pas admissible en effet que des *Carditidæ* aient pris par le fait de la fixation pleurothétique une disposition caractéristique des formes céphalothétiques déjà très évoluées.

Manteau : Nous n'y reviendrons pas, il rappelle absolument par la disposition de ses orifices, les Céphalothétiques de la deuxième catégorie, dans laquelle entrent les *Cardium*.

Branchies : Chez les Chames, nous l'avons dit, les branchies sont treillagées, plissées et la lame interne possède à l'exclusion de la lame externe le long de son bord libre une gouttière longitudinale. Chez les *Cardium* et chez les Tridacnes ces mêmes caractères existent. (Voy. au sujet du plissement des branchies des Chames, Tridacnes et *Cardium*, Pelseneer (91). La branchie de la Chame est très semblable à celle d'un *Cardium*.

Tube digestif : Le tube digestif des Chames est par rapport à celui du *Cardium edule* (Linn.) et du *Cardium Norwegicum* (Speng.) où nous l'avons étudié, extrêmement simple [Voyez à ce sujet, la figure de Johnstone (00)]. Mais cette considération ne suffit pas pour éloigner les Chames des *Cardiidæ*, chez lesquels d'une espèce à l'autre les plus grandes variations existent dans la disposition du tube digestif.

Organes excréteurs et génitaux : Les organes excréteurs et les organes génitaux n'offrent rien de particulier chez les Chames. Comme chez elles, ils débouchent chez le *Cardium Norwegicum* (Speng.) dans une papille unique semblablement placée.

En résumé, par leurs caractères les plus généraux, les Chames sont, sans qu'il y ait aucune espèce de doute possible à ce sujet, des Dimyaires céphalothétiques de la deuxième catégorie fixés en position pleurothétique. La forme et la place de leur ligament, la disposition de leurs orifices palléaux le prouvent.

A un point de vue plus particulier, elles semblent être des descendants de *Cardiidæ* et les arguments qui militent en faveur de cette manière de voir peuvent être tirés surtout de la constitution des branchies, de la disposition des dents, de la charnière.

Quant à la position du ligament, à l'ornementation de la coquille jeune qu'on ne retrouve pas identique chez les *Cardiidæ* et chez les Chames et sur laquelle on s'appuie parfois pour séparer ces deux groupes, je ne crois pas qu'il faille leur attacher une trop grande importance. En ce qui concerne l'orne-

mentation en particulier, n'en voit-on pas dans a seule famille des Vénéridés de très différentes (1).

Il me semble, en somme, que les Chames actuelles peuvent être considérées comme provenant probablement de *Cardiidæ* analogues par leur forme aux *Lithocardium*, c'est-à-dire inéquilatéraux. Il est d'ailleurs à remarquer que les Tridacnes qui vivent sensiblement dans les mêmes régions que les Chames proviennent aussi et avec plus de certitude de formes lithocardioïdes.

Leur apparition brusque avec tous leurs caractères dans les couches de Gosau (Crétacé supérieur) empêche de les considérer comme des ancêtres des Dicératinés qui ont débuté à la fin du Jurassique, beaucoup plus tôt par conséquent. Les *Chaminæ* et les *Diceratinæ* semblent être deux branches sœurs provenant de la même souche, s'en étant détachés à deux époques différentes, mais ayant évolué à peu près dans le même sens. L'évolution du phylum des Chames est actuellement moins avancée que ne l'était celle du phylum des *Diceras* au moment de leur disparition.

Morphogénie.

Deux conditions d'existence ont pu contribuer à l'établissement de la forme spéciale des Chames, c'est à savoir le pleurothétisme et la fixation.

Le pleurothétisme, comme il a été dit plus haut, amène la substitution d'une symétrie coronale à la symétrie sagittale primitive. Les deux valves semblables chez les formes euthétiques, deviennent ici de plus en plus dissemblables, la supérieure tendant à s'aplatir et à prendre la forme operculaire et l'inférieure, par le fait de la pesanteur agissant sur les organes tendant à se creuser de plus en plus [Voy. Hyatt (80) et Edm. Perrier (04), à propos du rôle morphogénique de la pesanteur sur les formes fixées]. En même temps, les deux extrémités antérieures et postérieures tendent à se ressembler. C'est donc une tendance à l'établissement de cette symé-

(1) Les jeunes *Tridacna elongata* Lmck. d'ailleurs ont une ornementation qui ressemble singulièrement à celle des jeunes Chames avant la fixation.

trie radiaire qui parmi les Rudistes atteint la perfection pour ainsi dire chez les *Pironæa* et les *Barretia*.

Quant à la fixation, elle peut, comme je l'ai dit plus haut, se faire chez les Chames suivant deux modes : 1° par l'ensemble d'une valve, et alors le plan sagittal est parallèle au plan de fixation ; 2° par la partie antérieure seulement d'une valve, ce qui, d'ailleurs, est le cas le plus fréquent, et alors le plan sagittal est plus ou moins incliné sur le plan de fixation. Suivant l'un ou l'autre de ces cas, la morphologie de la Chame est modifiée d'une façon différente. En tous cas, il est certaines modifications qui sont constantes quel que soit le mode de fixation, c'est à savoir la régression des siphons caractéristiques des formes céphalothétiques ancestrales et celle du pied que nous avons suivie plus haut avec détails.

Comment est-il possible d'expliquer que certaines Chames se fixent les unes par l'ensemble d'une de leurs valves et les autres par la région antérieure seulement.

Les premières, on se le rappelle, semblent, d'après les observations de M. Ch. Gravier, se trouver uniquement dans les polypiers (*Chama brassica*), les autres au contraire sur des plateaux calcaires plans (*Chama iostoma* et *Chama Ruppellii*).

Les une et les autres affectent très vraisemblablement avant leur fixation une forme lithocardioïde. Si donc, une jeune Chame de forme lithocardioïde tombe sur un fond recouvert de branches de polypiers, on conçoit qu'elle sera arrêtée par ces branches sur lesquelles elle a toutes sortes de raisons de rester posée de telle façon que son plan sagittal soit à peu près horizontal à la façon d'un nid dans un buisson. Si, au contraire, elle tombe sur une surface plane, on conçoit que, de par le fait de sa forme même, elle ne pourra reposer que sur la partie antérieure ou la partie postérieure d'une de ses valves. Or, la fixation se fait toujours par la région antérieure. On pourrait se demander pourquoi. La raison en est extrêmement simple, semble-t-il : comme chez tous les Acéphales, chez les jeunes Chames, l'entrée et la sortie de l'eau se font exclusivement par la région postérieure. Il est donc naturel que cette région soit dirigée en haut ; si elle était dirigée en bas, l'entrée et la sortie de l'eau ne pourraient facilement se faire. Les efforts de la jeune Chame non

encore fixée, dont le pied doit d'ailleurs être plus développé que celui de l'animal adulte, doivent donc tendre à lui faire occuper la position qui lui est la plus favorable à l'entrée et à l'évacuation de l'eau. C'est la réalisation de l'attitude avantageuse sur le rôle de laquelle, dans la constitution des formes animales, Edm. Perrier a tant insisté.

Lorsque la fixation se fait par toute la valve entre les branches d'un polypier, c'est le contour sagittal qui s'arrondit et l'arrondissement se fait de la façon décrite au paragraphe de l'embryogénie ; chez la *Chama brassica* Reeve représentée dans la figure 8 de la planche II il est pour ainsi dire parfait.

Lorsque la fixation se fait par la région antérieure de la valve, c'est cette région seule qui tend à s'arrondir. Dans ce cas, on se le rappelle, la région fixée fait avec la région postérieure qui ne l'est pas, un angle approchant souvent de 90°. L'arête de cet angle dièdre qui sépare les deux régions antérieure et postérieure, correspond à l'arète des *Lithocardium*. Seulement, au lieu d'être droite comme chez les derniers, elle est courbe, décrivant une spire ainsi que le montre la figure 32. C'est par cette direction spéciale de l'arête valvaire que se caractérise, dans le cas de fixation antérieure, la tendance à l'arrondissement de la région fixée : voyons en effet comment dans ce cas l'arrondissement s'accomplit. Aussitôt la fixation produite, la coquille commence à se développer suivant le mode naturel dont il a été question et caractérisé par l'accroissement rapide du ligament qui s'étend d'avant en arrière, suivant une surface courbe, rencontrée par les couches calcaires successives suivant des angles aigus ; les crochets commencent à s'enrouler en avant. Chaque nouvelle couche calcaire se dirige d'abord suivant le plan postérieur, c'est-à-dire vertical, puis, arrivée au point de rebroussement se replie pour suivre la direction du plan de fixation. Ces points suivant lesquels les couches calcaires se replient se disposent les uns à la suite des autres, mais au lieu de se disposer en ligne droite, ils se disposent de telle façon que la surface de fixation tend à se rapprocher de plus en plus d'une surface circulaire. Chaque point de rebroussement est, en somme, sollicité d'une part par le fait de la fixation, à suivre la direction d'une circonférence,

d'autre part, il est sollicité à continuer la direction de la zone d'accroissement, il s'ensuit que la limite externe des deux zones, fixée et non fixée, serait en quelque sorte la composante de ces deux directions.

Ainsi s'explique la forme spéciale des Chames fixées par leur région antérieure, leur pointe ventrale et l'obliquité de leur plan sagittal.

De plus, par le fait de la pesanteur et de l'action corrodante des eaux agités, la surélévation de la partie postérieure au-dessus du plan de fixation tend à diminuer, et le plan sagittal tend à devenir de plus en plus parallèle au plan de fixation.

Le rapprochement des deux muscles adducteurs en arrière, la libération des branchies, l'accolement des palpes labiaux aux lobes palléaux semblent en rapport avec l'arrondissement.

Il ne semble pas que les plissements des branchies puissent être considérés comme une conséquence de l'arrondissement, puisque ces plissements existent déjà chez les *Cardium*.

Les valves fixées des Chames ne présentent pas la structure cloisonnée qui est la caractéristique de celles de beaucoup d'Acéphales fixés, tels les Huîtres et les Æthéries.

CHAPITRE III

MYOCHAMIDÆ

Historique. — Ce sont des animaux rares et vivant sur une aire de répartition peu étendue. Ils ont été extrêmement peu étudiés. En faisant abstraction des mentions et des descriptions de coquille qui en sont faites dans les ouvrages de détermination et de systématique pures, on ne peut trouver à leur sujet qu'un seul mémoire anatomique de Hancock (53), se rapportant à la *Myochama*, qui est le seul genre de la famille. Quoique peut-être insuffisant, ce mémoire constitue, surtout si l'on tient compte du temps où il a été écrit (1853), un document morphologique précieux.

Inutile d'ajouter que l'embryogénie et la physiologie de ces animaux sont totalement inconnues.

Il n'existe pas de *Myochama* fossiles.

La *Myochama* à l'étude de laquelle je me suis attaché, est la *Myochama anomioïdes* Stutch. dont un certain nombre d'exemplaires (coquilles sèches seules) existent dans les collections de Malacologie du Muséum et de Paléontologie de l'École des Mines.

Morphologie.

Coquille. — Les *Myochama anomioïdes* Stutch. sont fixées par leur valve droite sur les coquilles d'autres Mollusques. La surface de fixation est large, s'étendant aussi bien sur la région postérieure que sur la région antérieure de la coquille. La valve fixée est généralement mince, et cette minceur atteint parfois un degré tel que les différents ornements de la coquille sur laquelle la *Myochama* vit fixée s'impriment sur la face intérieure de la valve de cet animal. Les ornements extérieurs de la valve libre consistent essentiellement en stries radiales souvent bifurquées sur lesquelles on peut apercevoir, les croisant perpendiculairement, les stries d'accroissement. De plus, comme on l'observe chez les *Anomia*, l'ornementation de la coquille sur laquelle se fixe la Myochame influe sur l'ornementation de cette dernière. C'est ainsi qu'aux stries radiales propres de la *Myochama* viennent se superposer sur la valve libre d'autres stries qui sont la continuation de celles, radiales ou concentriques, de la coquille servant de substratum. Suivant la position et l'orientation de la *Myochama*, ces dernières croisent suivant un angle variable les stries radiales propres.

Les *Myochama* sont légèrement nacrées sur leur face intérieure. Leur forme est irrégulière, mais présentant une tendance marquée à l'arrondissement. Toutefois, elle n'a pas encore complètement perdu sa forme allongée d'avant en arrière, caractéristique des formes céphalothétiques dont elle semble provenir. L'allongement porte tantôt sur la région antérieure, tantôt sur la région postérieure ; et, le polymorphisme de ces animaux atteint un degré tel, que je ne serais pas éloigné de croire que toutes les espèces décrites de *Myochama* se rap-

portent à une seule et même espèce, diversement modifiée par la forme du substratum et des conditions de fixation multiples.

Les crochets ne sont pas enroulés.

La charnière des *Myochama* est simple.

Elle ne comprend pas de dents à proprement parler. Souvent néanmoins, de chaque côté de la fossette ligamentaire, dont il sera question tout à l'heure, existent deux crêtes allongées mal

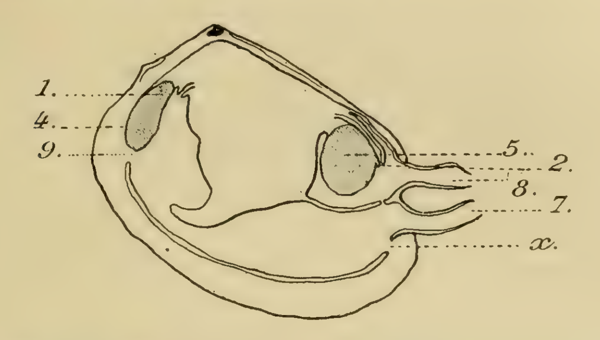


Fig. 44. — Reconstitution d'après les données de Hancock de la coupe sagittale possible de la *Myochama anomioïdes* Stutch. — 1, bouche ; 2, anus ; 4, muscle adducteur antérieur ; 5, muscle adducteur postérieur ; 7, orifice inspirateur ; 8, orifice expirateur ; 9, orifice pédieux ; x, quatrième orifice palléal.

limitées sur la valve fixée et qui s'introduisent dans deux cavités semblables de la valve libre. Toutefois cette disposition ne semble pas constante.

Le ligament, très réduit comme chez les Céphalothétiques les plus évolués, est logé dans une fossette triangulaire. N'ayant eu que des coquilles sèches à ma disposition, il m'a été impossible de faire de ce ligament une étude telle que j'aurais désiré la faire. Sur les bords de la fossette s'insère la partie fibreuse de ce ligament. Quant à sa portion élastique, elle s'insère au fond de la fossette sur l'une et l'autre valve. A son intérieur est un petit osselet de forme pyramidale, dont la pointe est dirigée dorsalement alors que la base regarde le bord libre des valves.

Les impressions des muscles sur les valves sont étendues, subarrondies et l'impression palléale possède un sinus très marqué.

Parties molles. — Je vais me borner à décrire ici très brièvement l'anatomie des *Myochamidæ* d'après Hancock (53).

Chez ces animaux, les lobes du manteau très inégaux sont

minces et translucides; ils sont réunis, ne laissant entre eux que quatre orifices, deux siphoniens, un pédieux, et un quatrième tout petit situé entre l'orifice pédieux et l'orifice inspirateur. Les siphons n'ont pas encore complètement disparu et se présentent sous la forme de deux tubes séparés assez allongés, surtout l'expirateur. Des deux muscles adducteurs, l'antérieur est souvent plus allongé en coupe transversale que le postérieur.

D'après les figures de Hancock (53), la bouche semblerait dorsalement disposée par rapport au musle adducteur antérieur. Elle est munie de quatre palpes dont les antérieurs ne semblent pas, comme chez les Chames, adhérents aux lobes palléaux. Les branchies seraient, chez les *Myochama*, assez compliquées; elles sont treillagées; chaque branchie se compose, comme d'habitude, de deux lames; la lame interne, semblable à celle des autres Acéphales, ne présente rien de particulier, la lame externe, au contraire, très peu développée, est réduite à son feuillet direct; la disposition est un peu analogue à celle des Chames, mais la réduction de la lame branchiale externe semble encore plus accentuée. La membrane interbranchiale est percée d'un orifice faisant communiquer les chambres rétro-branchiales et palléales. Les branchies présentent des plissements transversaux.

Le pied est petit, triangulaire, rappelant un peu celui des Chames.

L'auteur ne donne aucun détail sur les appareils digestifs, circulatoires et nerveux.

Embryogénie.

L'embryogénie des *Myochama* est complètement inconnue, et, les matériaux qui avaient été mis à notre disposition ne nous ont pas permis de combler cette lacune. Notre plus petit exemplaire avait encore 7 millimètres de longueur maxima et ne présentait aucune différence avec les adultes.

Physiol gie.

La *Myochama anomioïdes* Stutch. a une aire de répartition assez restreinte. On la trouve uniquement localisée en un point

des côtes d'Australie. Elle vit fixée, toujours par sa valve droite, sur des coquilles de Gastéropodes ou d'autres Acéphales telles que des Trigonies, des *Pectunculus*. Étant donnés les animaux sur lesquels elles se fixent, tout fait supposer que les Myochames vivent non loin des côtes dans la zone qui suit immédiatement celle du balancement des marées.

Affinités.

On conçoit combien il devait m'être difficile de traiter la question des affinités des *Myochamidæ*, n'ayant pu avoir à ma disposition d'animaux pourvus de leurs parties molles.

J'ai donc dû pour cela me baser uniquement sur les caractères de la coquille, et, quant à ce qui concerne les parties molles, j'ai dû tabler sur les seules descriptions de Hancock (53). Il est d'abord un caractère qui semble peu se modifier suivant le genre de vie, puisque des Acéphales de toutes adaptations le possèdent : c'est celui de la présence de la nacre. De quels Acéphales dimyaires nacrés peut-on rapprocher la *Myochama*? Les Trigonies, en raison de la structure primitive de leurs branchies et la forme spéciale de leurs dents, les *Unionidæ*, pour des raisons multiples (deux ouvertures seulement au manteau, existence fluviatile.....) doivent être éliminés. Il ne reste plus alors que le groupe des *Anatinidæ*. Un autre caractère extrêmement important vient encore affirmer la parenté des Myochames et des Anatines, la présence d'un lithodesme dans le ligament élastique. Or, de tous les Acéphales, les seuls qui possèdent ce caractère semblent être les *Anatinidæ* et les *Tellinidæ* avec leurs alliés.

La parenté des *Myochama* avec ces deux groupes très voisins est donc des plus probables. Elle s'affirmera bien davantage lorsque l'on aura fait remarquer que, comme les *Anatinidæ* et les *Tellinidæ* encore (à l'exception des *Psammobia*), les *Myochamidæ* possèdent une lame branchiale externe dépourvue de feuillet réfléchi et dorsalement ascendante. Au point de vue du développement de la nacre, elles tiennent le milieu entre les Anatines si admirablement nacrées et les Tellines à coquille porcelainée.

Enfin, le sinus palléal qu'elles possèdent encore vient avec la

longueur de leurs siphons fournir un nouvel argument à cette manière de voir, en indiquant bien nettement, ainsi que leur ligament externe, qu'elles proviennent de Céphalothétiques de la troisième catégorie.

En résumé donc, les Myochames semblent être des *Anatinidæ* modifiés par la fixation pleurothétique.

Morphogénie.

Quelles modifications la fixation pleurothétique a-t-elle fait subir à ces animaux qui semblent avoir été primitivement des Céphalothétiques de la troisième catégorie.

Le pleurothétisme seul semble d'abord avoir amené, comme c'est le cas général, une substitution de la symétrie coronale à la symétrie sagittale. Cette substitution se manifeste par une dissemblance des deux valves, dont l'inférieure, fixée par toute son étendue, épouse le substratum.

De plus, le côté antérieur et le côté postérieur tendent à se ressembler. De même, le lithodesme symétrique, par rapport au plan sagittal et asymétrique par rapport au plan coronal des Anatines, tend à devenir symétrique par rapport à ce dernier plan en prenant la forme d'une pyramide presque régulière à base carrée et orientée comme il l'a été dit.

La fixation, d'autre part, amène, elle aussi, un certain nombre de modifications. C'est d'abord l'arrondissement de la surface de fixation. Cet arrondissement s'accomplit d'une façon assez simple : par le fait que l'animal duquel dérive les Myochames semble avoir été un Céphalothétique de la troisième catégorie, son ligament devait être assez réduit dans le sens antéro-postérieur et situé exactement en face de crochets, comme cela existe chez les Anatines, par exemple. De cette disposition il résulte, comme l'on sait, que la croissance de la coquille doit se faire chez des animaux de ce type d'une façon symétrique, c'est-à-dire qu'elle croît à peu près autant en avant qu'en arrière et qu'il n'y a pas la moindre tendance à l'enroulement des crochets en avant.

Lorsque des animaux de ce type se fixent comme le font les Myochames par toute la surface d'une de leurs valves, la forme

arrondie s'acquiert, par une simple disposition régulière des couches calcaires, lesquelles deviennent de plus en plus étroites en arrière et en avant, et, au contraire, de plus en plus larges dans la région ventrale. On conçoit que par ce processus, en tout analogue à celui par lequel s'accomplit l'arrondissement des *Dimya*, la coquille puisse arriver à prendre un aspect tout à fait arrondi sans qu'il y ait enroulement ou pseudo-plicature; les crochets restent droits et le ligament déjà réduit presque à un point, et pour des raisons tout autres expliquées précédemment, chez les Céphalothétiques ancestraux, conserve à peu près sa forme.

Enfin, toujours sous l'influence de la fixation, les siphons et le pied diminuent.

La grandeur relative du pied, des siphons et l'arrondissement encore imparfait des Myochames montrent que ce sont, comme le prouve d'ailleurs la date de leur apparition, des formes éminemment récentes.

CHAPITRE IV

CHAMOSTREIDÆ

Historique. — Comme les *Myochamidæ*, les *Chamostreidæ* sont des animaux rares et, comme eux, ont été extrêmement peu étudiés.

Le seul mémoire anatomique qui les concerne est encore de Hancock (53), et contient les principales indications morphologiques intéressantes ayant trait à ces animaux.

Leur embryogénie et leur physiologie sont comme celles des *Myochamidæ* totalement inconnues.

Il n'existe pas de formes de *Chamostreidæ* fossiles connues.

La *Chamostrea* à l'étude de laquelle je me suis attaché est la *Chamostrea albida* Lmck dont quatre exemplaires (coquilles sèches seulement) existent dans les collections de Paléontologie de l'École des Mines.

Morphologie.

Coquille. — Les coquilles de *Chamostrea albida* Lmck. présentent extérieurement une teinte rosée et leur intérieur est généralement nacré. Tous les exemplaires qu'il m'a été donné d'observer étaient fixés par la valve droite, et Hancock (53) avait, d'ailleurs, fait la même constatation sur ceux qu'il avait eus à sa disposition. De plus, la fixation se fait toujours par la région antérieure, et, comme chez la *Chama Ruppellii* Reeve par exemple, la région postérieure fait un angle dièdre à peu près

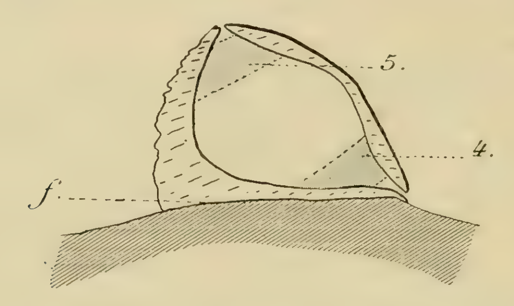


Fig. 45. — Coupe transversale de *Chamostrea albida* Lmck. en position fixée. Les hachures indiquent le substratum. — *f*, surface antérieure fixée ; 4, muscle adducteur antérieur ; 5, muscle adducteur postérieur.

droit avec cette région antérieure fixée ; il en résulte une sorte d'arête courbe parcourant la valve fixée depuis le crochet jusqu'au milieu de l'impression palléale ventrale, arête qui rappelle celles que nous avons vues chez beaucoup de Chames et qui, chez les *Toucasia* et les *Gyropleura* atteint son maximum de netteté.

Les ornements extérieurs de la coquille consistent en stries d'accroissement très nettes sans la moindre trace d'épines ou de stries rayonnantes. Dans la région antérieure de la valve les stries d'accroissement ont l'apparence plissée, froncée en quelque sorte. Les crochets sont très visibles et nettement prosogyres.

Le contour sagittal, allongé dorso-ventralement, se termine dans la région ventrale, comme chez les Chames fixées par leur région antérieure, par une partie anguleuse correspondant à l'arête courbe dont il vient d'être question.

La charnière de la *Chamostrea albida* Lmck. est très spéciale. A la valve libre elle présente une cardinale antérieure qui s'introduit dans une cavité correspondante de la valve fixée ; en arrière de la dent, est la surface d'attache du ligament élastique. A la valve fixée, en arrière de la cavité, est une autre cavité plus spacieuse sur la paroi supérieure de laquelle s'insère également le ligament.

Étant donné l'état des matériaux que j'avais à ma disposition, je n'ai pu étudier ce ligament, d'ailleurs relativement réduit, comme je l'aurais désiré. Tout ce que je puis dire à son sujet, c'est que sa partie élastique est interne. Elle s'insère, d'une part, sur la surface signalée de la valve libre et sur la paroi supérieure de la cavité ligamentaire de la valve fixée, d'autre part, sur la face supérieure d'un osselet réniforme dont la concavité est dirigée en arrière et dont l'une des extrémités emplit la cavité ligamentaire de la valve fixée. Chez les *Chamostrea albida* Lmck., les impressions musculaires sont très nettes. Celles des adducteurs sont grandes et celle de l'adducteur antérieur est très allongée dorso-ventralement. L'impression palléale est dépourvue de sinus.

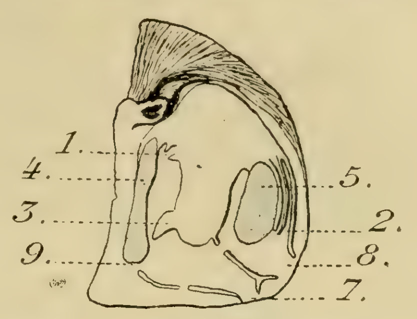


Fig. 46. — Reconstitution d'après les données de Hancock de la coupe sagittale possible de *Chamostrea albida* Lmck. — 1, bouche ; 2, anus ; 3, pied ; 4, muscle adducteur antérieur ; 5, muscle adducteur postérieur ; 7, orifice expirateur ; 8, orifice inspirateur ; 9, orifice pédieux.

Parties molles. — C'est encore uniquement d'après Hancock (53) que je vais résumer l'anatomie des *Chamostreidæ*. Elle a, d'ailleurs, beaucoup de rapport avec celle des *Myochamidæ*.

On y retrouve les quatre mêmes orifices du manteau, mais là, les tubes siphoniens sont beaucoup plus réduits que chez les *Myochama*.

La position de la bouche par rapport au muscle adducteur antérieur est la même.

Les branchies aussi sont identiques à ce qu'elles sont chez

les *Myochama*, avec cette différence toutefois que le feuillet réduit est libre du côté externe, comme cela se passe souvent chez les Chames.

On retrouve, en somme, chez les *Chamostreidæ* les mêmes caractères généraux que chez les *Myochamidæ*.

J'ai cru bien faire en essayant de reconstituer la coupe sagittale de ces animaux en me servant des dessins publiés par Hancock (53) et des indications anatomiques qu'il donne.

Embryogénie.

On ne connaît rien de l'embryogénie des *Chamostreidæ*, mais tout porte à croire que le développement de la forme générale de la coquille définitive doive se faire d'après un processus très analogue à celui qui se produit chez les Chames fixées également par la région antérieure de la valve.

Physiologie.

Il n'y a également que très peu de chose à dire sur l'éthologie des *Chamostrea*, et la question semble épuisée lorsque l'on a noté que leur aire de répartition est à peu près la même que celle des *Myochama*, et qu'elles vivent fixées dans les conditions énoncées plus haut. Toutefois, la fixation, au lieu de se faire sur les valves d'autres Mollusques, se fait directement en général sur le rocher, et il ne serait pas étonnant que, ainsi que les Chames fixées par la région antérieure de leur coquille, elles soient des animaux de la zone du balancement des marées, alors que les Myochames seraient, comme les Chames, à zone de fixation totale des animaux ne découvrant jamais.

Affinités.

En dépit des hésitations de Hancock (53), qui fut, à mon avis, trompé par des caractères de convergence avec les Chames, je crois qu'il n'est pas possible d'hésiter à rapprocher les *Chamostrea* des *Anatinidæ*. Leur parenté avec ce groupe me semble appuyée par les mêmes raisons, que celles qui en ont

fait rapprocher les *Myochama*. Leur mode de fixation, et peut-être la forme possible des types ancestraux, comme nous allons le voir, peuvent expliquer les différences entre les Myochames et les Chamostrées, ces dernières étant de beaucoup les plus évoluées.

Morphogénie.

Étant donné que les *Chamostrea* sont toujours, comme le sont un certain nombre de Chames, fixées par la région antérieure d'une de leurs valves, leurs caractères morphologiques peuvent s'expliquer d'une façon tout à fait analogue à celle dont on explique ceux des Chamidés fixés de la même façon.

Toutefois, il est intéressant de faire remarquer qu'étant donné que les animaux, dont les *Chamostreidæ* proviennent possèdent un ligament interne, on ne trouve pas chez ces *Chamostreidæ* la spirale ligamentaire des Chames et des *Diceras*.

Ce fait du ligament interne n'empêche pas d'expliquer l'enroulement de la coquille. D'ailleurs, n'y a-t-il pas des formes voisines des Anatines, les *Verticordiidæ*, qui, par l'enroulement très accentué de leurs crochets, rappellent les *Isocardia*? Les *Chamostrea* ne pourraient-elles provenir de formes analogues, et ne pourraient-elles, au cours de leur développement, avoir un stade précédant la fixation et se rapprochant plus ou moins du stade lithocardioïde des Chames, ce qui expliquerait la constance de leur fixation antérieure?

CHAPITRE V

ÆTHERIIDÆ

La famille des *Ætheriidæ* comprend les trois genres suivants :

Ætheria (Diisomyaire vivant dans les fleuves de l'Afrique équatoriale : Niger, Nil, Sénégal, etc.).

Bartlettia (Dianisomyaire vivant dans les fleuves de la Sud-Amérique équatoriale).

Mulleria (Monomyaire vivant dans les fleuves de la Sud-Amérique équatoriale : Smith (98) et Woodward (98) en ont récemment cependant décrit une forme vivant en Asie, aux Indes anglaises.

Ces deux derniers genres s'éloignent du cadre de mes recherches. Leur morphogénie possible a d'ailleurs été brièvement exposée dans la première partie de ce travail.

Les conchyliologistes ont divisé le genre *Ætheria* en nombreuses espèces que Bourguignat (80) répartit en quatre sous-genres. Il me semble qu'il y ait là une exagération considérable ; toujours est-il qu'après une revision soignée de ce genre, je suis arrivé à penser que toutes les Æthéries pouvaient être considérées comme constituant une seule et même espèce, toutes les formes différentes que l'on observe étant des modifications dues à l'action mécanique des eaux et au genre de vie.

Au surplus, on trouvera dans le travail de Bourguignat (80), cité dans la bibliographie, l'énumération de ces nombreuses espèces.

J'ai groupé les formes différentes que peuvent présenter les Æthéries en trois catégories correspondant à trois genres de vie différents et bien déterminés, et, pour lesquelles je prendrai respectivement comme types les trois espèces suivantes des auteurs :

Ætheria tubifera Sow.

Ætheria plumbea Sow.

Ætheria Petretinii Bgt.

Dans le premier groupe je comprends toutes les formes à épines tubuleuses vivant dans les eaux relativement tranquilles, comme par exemple l'*Ætheria tubifera* Sow. Certaines de ces formes peuvent atteindre des dimensions considérables par l'allongement de leur talon, comme l'*Ætheria Caillaudi* Féruss.

Dans le deuxième groupe je comprendrai les formes érodées, usées, roulées, vivant dans les courants violents et les rapides, comme l'*Ætheria plumbea* Sow.

Le troisième groupe, enfin, comprendra la seule espèce *Ætheria Petretinii* Bgt. qui possède l'épiderme, que les formes du groupe précédent ont souvent perdu, mais n'a pas d'épines.

Elle vit exclusivement fixée dans les conduites d'eau de Ramlé (Haute-Égypte).

Les Æthéries sont des formes relativement récentes; elles ont fait leur apparition à l'époque quaternaire.

Historique. — Ce sont des animaux très peu connus au point de vue anatomique, et je n'ai pu trouver à leur sujet qu'un seul mémoire anatomique, d'ensemble d'ailleurs insuffisant, contenant même quelques erreurs, celui de Rang et Caillaud datant de 1834. Pour être complet, ajoutons les détails que, dans un récent travail, Reis (02) donne sur le ligament des *Ætheriidæ*.

L'embryogénie et la physiologie de ces animaux m'ont paru totalement inconnues.

L'étude anatomique plus complète, que je crois avoir faite de ces animaux, m'a été rendue possible par ce fait que le Muséum d'Histoire naturelle en possède un certain nombre d'exemplaires bien conservés provenant de différentes missions et que M. Joubin a mis aimablement à ma disposition. En outre, les Æthéries étant très communes dans les fleuves de nos colonies africaines, il m'a été facile de m'en procurer en assez grand nombre, fixées et conservées d'après les procédés dont usent couramment les histologistes, grâce à l'amabilité de M. Chevalier et du Dr Decorse, médecin de l'armée coloniale. Pour l'observation des coquilles sèches, j'ai utilisé les collections du Muséum et de l'École des Mines.

Morphologie.

Coquille. — Les Æthéries sont des Acéphales fixés par une de leurs valves, qui est tantôt la droite, tantôt la gauche, avec une fréquence à peu près égale; dans la même espèce certains individus sont même fixés par une valve alors que d'autres le sont par l'autre, contrairement à ce qui se passe chez les Chames où tous les individus de la même espèce m'ont semblé toujours fixés par la même valve. La fixation se fait par une région très étendue de la coquille, s'étendant autant en avant qu'en arrière. Cette dernière est subarrondie et, comme beaucoup de coquilles d'Acéphales fluviatiles, elle est extérieu-

rement verdâtre, et intérieurement toujours admirablement nacrée, comme celle des *Unionidæ* en général.

Étudions séparément les caractères de cette coquille dans les trois formes : *plumbea*, *tubifera* et *Petretinii*.

Bien que la forme *tubifera* semble devoir être considérée comme la forme souche, nous commencerons, pour la commodité de la description, par la forme *plumbea*.

α. *Forme plumbea*. — Dans la forme *plumbea* la coquille est, extérieurement, d'un vert sombre, et sa nacre interne d'une couleur que l'on peut qualifier de plombée ; il semblerait qu'elle ait été frottée de mine de plomb ; c'est vraisemblablement en raison de cette particularité, et peut-être aussi en raison de la densité de sa coquille, que le nom de *plumbea* lui a été donné par Sowerby. Lourde et compacte, peu boursouflée, cette coquille rappelle souvent à première vue, et avant qu'on ait écarté ses valves, par son aspect condensé en quelque sorte, l'*Ostrea edulis* Linn. ou la *Gryphea angulata* Lmck. Sur cette forme on ne rencontre pas les épines tubulées caractéristiques de la forme *tubifera* ; le mécanisme de leur disparition sera expliqué plus loin. Toutefois, il est certains cas dans lesquels on en trouve des vestiges, ce qui m'autorise à supposer, avec Rang et Caillaud (34) d'ailleurs, que les épines tubulées sont caractéristiques du genre *Ætheria* et que, lorsque l'on n'en trouve pas, c'est qu'elles ont disparu mécaniquement.

La valve libre tout entière, et les bords de la valve fixée, sont profondément érodés, roulés en quelque sorte. La forme du contour sagittal de la coquille qui est, comme il a été dit, subarrondie, est très variable, presque carrée dans certains cas, plus allongée dans d'autres, gauche et tourmenté, d'une forme indéfinissable dans quelques autres, semblant, en un mot, épouser la forme du substratum sur lequel elle repose. La valve fixée, qui est toujours plus épaisse que la valve libre, présente souvent, et surtout dans la région dorsale, un feuilletage très serré, un peu analogue à celui des Huîtres et qui, comme l'a dit Jackson (90), est caractéristique de formes acéphales fixées.

Si on considère postérieurement une *Ætheria* de forme *plumbea* fermée et préalablement dépourvue de son ligament, on s'aperçoit d'abord que les crochets sont absolument introu-

vables, ayant disparu probablement par le fait des érosions; on peut deviner toutefois leur place en se guidant sur le sens et la direction des stries d'accroissement. Un peu en arrière de cette place, où devraient exister les crochets, on voit que la valve fixée présente une sorte de sillon assez profond dont les bords sont arrondis et dont les parois ne tardent pas à s'accoler ; ce sillon se dirige du substratum à l'espace intervalvaire et d'avant en arrière. La valve libre présente aussi un sillon dirigé de la même façon que celui de la valve fixée et aboutissant au même point de l'espace intervalvaire. Ce sillon est plus court en général que celui de la valve fixée et forme avec le plan intervalvaire un angle plus aigu. Il résulte de cette disposition qu'à leur point de rencontre les deux sillons forment un angle ouvert en avant (Voy. fig. 47). En suivant le bord cardinal de la valve fixée, lequel a une épaisseur appréciable, on rencontre immédiatement en avant du sillon une sorte de gouttière très peu profonde et dont le fond serait en coupe une portion de circonférence de rayon très étendu. Cette gouttière est parallèle au sillon et existe aussi, quoique très courte et peu marquée, sur la valve libre. Enfin, en avant de cette gouttière, et parallèlement à elle, existe sur l'une et l'autre valve une sorte de bourrelet très peu marqué, arrondi. Le contour du bord cardinal d'une valve d'Æthérie ou, ce qui revient au même, la coupe du talon chez la forme *tubifera* offre donc l'aspect représenté sur la figure 48 ; l'épaisseur démesurée de la valve inférieure fait que ces différentes inflexions, sur lesquelles s'étend, ainsi qu'on le verra, le ligament, deviennent un sillon, une gouttière et une crête.

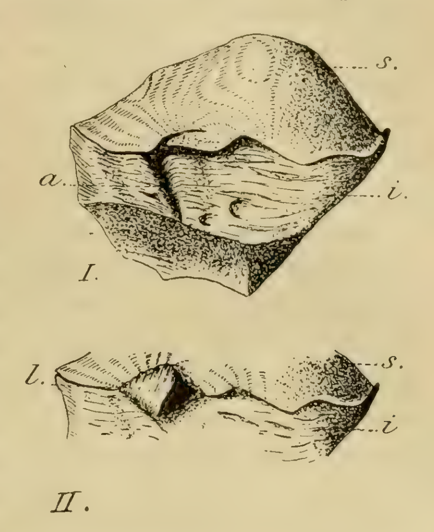


Fig. 47. — *Ætheria plumbea* Sow. (vue postérieure). — I, le ligament a été enlevé pour laisser voir la pseudo-plicature ; II, ligament en place ; *a*, arête ligamentaire ; *s*, valve supérieure ; *i*, valve inférieure.

Si on considère maintenant une valve libre ou fixée d'*Ætheria plumbea* Sow. par sa face intérieure, on y remarque d'abord l'aspect nacré et les boursouflures qui ont déjà été signalées ; on y voit, en outre, les traces des insertions des muscles adducteurs antérieur et postérieur, déchiquetées sur leur bord intérieur, celle du muscle antérieur étant souvent, fait très important, divisée en deux parties, l'une ventrale, plus allongée, l'autre dorsale, plus courte. L'impression palléale est très nette, discontinue, et sans sinus. La charnière est nulle, en tant que l'on désigne par ce terme l'ensemble des dents de la région cardinale, et il n'y a que dans certains cas que l'on remarque la présence d'une sorte de crête allongée, postérieure, qui pourrait peut-être représenter la grande dent latérale postérieure des *Unio*, bien qu'il semble plutôt que cette crête, contingente d'ailleurs, soit un simple accident en rapport avec la forme tourmentée de l'animal. Enfin, le bord cardinal donnant insertion au ligament présente un aspect tout spécial en rapport avec le sillon, la gouttière et la crête décrits plus haut. C'est d'abord une sorte d'éperon (sillon), puis, plus avant, une ligne courbe convexe (gouttière), enfin une ligne courbe concave (crête). (Voy. fig. 18, Pl. II.)

Je n'ai point eu la prétention de faire ici une description complète et détaillée pouvant servir à la systématisation des coquilles d'Æthéries. C'est simplement une vue d'ensemble que j'ai voulu donner, m'occupant seulement des caractères qui, au point de vue de la compréhension de la forme Æthérie, peuvent avoir une certaine importance, et négligeant naturellement les multiples accidents que peuvent présenter les coquilles de ces animaux et qui sont en rapport avec la forme du substratum.

Toutes les formes que j'ai groupées dans la même catégorie que l'*Ætheria plumbea* Sow. ont, quant à leur coquille, la même forme générale que l'*Ætheria plumbea* Sow. elle-même.

β. *Forme tubifera.* — Dans cette forme, qui semble devoir être considérée comme la forme originelle, la coquille est plus légère que dans la forme précédente, feuilletée, très boursouflée sur sa face intérieure, donnant souvent même la sensation d'une sorte d'écume qui semble avoir valu au genre son nom d'*Ætheria*. La valve libre est très mince, la valve fixée est au

contraire souvent plus épaisse, présentant parfois ce que les conchyliologistes appellent un talon et qui n'est autre chose qu'un accroissement en épaisseur de la zone de fixation. Ce talon, dont la production sera expliquée ultérieurement et qui peut parfois être très développé, est muni de cloisons transversales très nombreuses qui ne sont autre chose que des zones d'accroissement et que l'on peut comparer à celles de certains Rudistes et de certaines Huîtres.

La couleur extérieure des valves est d'un vert clair ; à leur surface on distingue un épiderme toujours très bien conservé ; elles sont recouvertes d'épines tubuleuses qui pourraient peut-être jouer un rôle dans la fixation de l'animal. Comme l'a fait remarquer Simroth (90), les épines tubuleuses qui garnissent le bord libre pourraient jouer le rôle de siphons et servir au passage de l'eau lorsque le poids des couches de limon empêche les valves de s'entr'ouvrir. Jamais ces coquilles ne sont roulées comme le sont celles des Æthéries de la forme *plumbea* ; leurs plus petits ornements sont souvent même admirablement bien conservés. La nacre interne ne présente pas la teinte plombée de celle des animaux se rattachant à la forme précédente. Les impressions musculaires et la région cardinale n'offrent rien de particulier.

Il n'y aurait plus rien à dire sur les *Ætheria* de forme *tubifera*, si une espèce, qui me semble devoir se rattacher à cette forme, ne présentait par le fait du développement considérable de son talon un intérêt tout particulier. Il s'agit de l'*Ætheria Caillaudi* Féruss. que je crois devoir décrire en détail, du moins au point de vue de sa coquille. La valve fixée de l'*Ætheria Caillaudi* Féruss. présente un talon considérable qui peut atteindre parfois jusqu'à 50 ou 60 centimètres de long, et la valve fixée prend alors l'aspect d'une colonnette au sommet de laquelle se trouve une loge contenant l'animal. Cette colonnette est en général plus étroite à sa base qu'à son sommet où elle s'élargit, prenant ainsi en quelque sorte l'aspect d'un cornet de papier ou d'un tronc de cône renversé. La concavité qui la surmonte est en général assez profonde ; son ouverture, qui répond naturellement au plan sagittal de l'animal, au lieu d'être orientée suivant un plan horizontal (en supposant l'animal fixé perpendi-

culairement à son substratum) comme chez les Rudistes, est orientée suivant un plan très oblique, se rapprochant même sensiblement de la verticale. Le contour de cette cavité est elliptique, et, les deux extrémités du grand axe de l'ellipse sont placées de telle façon qu'elles marquent le point le plus élevé et le point le moins élevé de ce contour. A l'intérieur de cette cavité, on retrouve les mêmes détails (impressions musculaires, etc.) que ceux qui ont déjà été signalés à l'intérieur des valves des autres Æthéries. La pointe ligamentaire y est cependant beaucoup plus développée.

Le bord supérieur de la cavité est souvent légèrement évasé en dehors et présente quelquefois de ces longues épines tubulées dont la cavité semble communiquer avec la cavité palléale et auxquelles Simroth (90) a attribué le rôle que l'on sait. Si on fait une coupe longitudinale de cette valve passant par le grand axe de l'ellipse, on s'aperçoit que la colonnette comprend des cloisons transversales légèrement concaves, tout à fait analogues à celles des Rudistes et de certaines Huîtres (Voy. fig. 23, Pl. III). Si on fait maintenant une coupe transversale de la colonnette passant à peu près par son milieu, on s'aperçoit que cette coupe n'est pas circulaire, mais affecte à peu près la forme d'une circonférence aplatie sur une certaine longueur de son parcours; la région aplatie correspond à la partie la plus inférieure de l'ellipse figurant le contour sagittal. En un des points où la partie courbe rencontre la partie droite, il existe une inflexion en pointe suivie d'une cavité, puis d'une légère convexité. On reconnaît à ces détails la place du ligament. Sur la colonnette ils se traduisent par un sillon suivi d'une gouttière et d'un léger bourrelet. On peut dire en résumé que la colonnette présente deux faces : une face que l'on peut appeler *lunulaire*, puisqu'elle va du crochet (ou de la place qu'il devrait occuper) au muscle adducteur antérieur et qui est aplatie, et une face que l'on peut appeler *dorso-ventrale* et qui est arrondie. La première présente nettement les traces des cloisons transversales; la deuxième, couverte d'épines tubulées, présente des stries d'accroissement qui correspondent à ces cloisons transversales, les unes et les autres marquant les stades successifs du déve-

loppement de la coquille et les positions qu'elle occupait aux différents âges de l'animal.

La valve libre est aplatie ; elle recouvre l'ouverture de la loge comme un opercule (Voy. fig. 24, Pl. III). On y reconnaît les mêmes détails que sur la valve fixée (impressions des muscles, pointe ligamentaire, etc.) ; sa région lunulaire se prolonge par une sorte de talon muni, comme celui de la valve fixée, de



Fig. 48. — Coupe transversale du talon de l'*Ætheria Caillaudi* Féruss. — 1, 3, substance fibreuse du ligament; 2, substance élastique ; 4, arête ligamentaire.

cloisons transversales. Ce talon est très aplati et le contour de sa coupe transversale présenterait à cela près les mêmes détails que celui de la valve fixée. Il devrait théoriquement descendre plus bas qu'il ne descend en général, mais il a toujours été détruit par des érosions continues dans toute sa partie inférieure. En résumé, la valve libre est analogue à la valve fixée, avec cette différence qu'elle est beaucoup plus aplatie.

γ. *Forme Petretinii* (Voy. fig. 20 et 21, Pl. III). — Dans l'*Ætheria Petretinii* Bgt., la coquille est mince, assez régulière (c'est la moins irrégulière des Æthéries), et il semblerait même qu'elle tende à reprendre la forme allongée d'avant en arrière des *Unionidæ* normaux. Elle n'est jamais roulée, et possède toujours, sur la valve libre du moins, un épiderme verdâtre qui laisse voir nettement les stries d'accroissement. La valve fixée présente toujours une large surface de fixation, est plane et relativement peu épaisse. L'intérieur des valves ne présente rien de particulier.

Sur la valve libre le crochet est nettement visible et les pre-

miers stades de développement de la coquille peuvent même y être reconnus.

Il est évident qu'à aucun moment de son développement l'*Ætheria Petretinii* Bgt. n'a possédé d'épines tubulées. Ces épines, qui d'ailleurs semblent dues à des reploiements des zones d'accroissement postérieures à la fixation, ne se produisent qu'assez tard; elles ne semblent pas avoir eu le temps de se développer en raison de l'action polissante des eaux que ces animaux ont eu à subir sans discontinuité depuis leur naissance.

Enfin l'*Ætheria Petretinii* Bgt. possède une légère inflexion antérieure que l'on retrouve souvent chez les formes jeunes d'*Ætheria Caillaudi* Féruss.

Ligament. — Si on considère en vue postérieure une coquille fermée d'*Ætheria* de forme *plumbea*, on y voit très nettement le ligament. La partie seule visible, c'est-à-dire dorsale, de ce dernier se présente sous la forme d'une sorte de triangle isocèle dont le sommet répond au point de l'interligne valvaire où se rencontrent les deux sillons des valves, et dont les côtés égaux répondent aux sillons eux-mêmes (Voy. fig. 47). Le troisième côté est dirigé en avant. Au lieu d'être plan, ce triangle est incurvé de telle sorte qu'il peut être comparé à une portion de cône (le cône ayant été sectionné par un plan passant par son sommet et le diamètre, ou une corde de la circonférence de base). Cette surface triangulaire conique présente de nombreuses lignes parallèles à son côté antérieur et, qui, se trouvent être dans le prolongement des stries d'accroissement des valves considérées dans la région postérieure de la coquille.

Le long des sillons des valves, au delà du côté antérieur du triangle, on voit des débris de substance ligamentaire qui ne sont autre chose que les restes du ligament, tel qu'il existait à un stade moins avancé du développement de la coquille.

A l'intérieur de la concavité du triangle ligamentaire, il existe une autre partie du ligament qui n'est pas visible sur la coquille fermée et qui le sera très nettement sur une coupe sagittale de l'animal. En effet, en sectionnant le ligament entre les deux valves, on s'aperçoit qu'il est formé des trois parties suivantes : d'abord, postérieurement, une partie noire mince qui s'insère

jusqu'au fond du sillon ligamentaire, c'est le triangle déjà décrit; en deuxième lieu, une partie d'apparence argentée formée de lamelles disposées les unes à côté des autres, et dont chacune présente de petites stries transversales. Cette partie s'insère au fond de la gouttière à fond arrondi, qu'elle remplit, et ses lamelles sont disposées par rapport à la partie fibreuse comme le montre la figure 48. En troisième lieu, enfin, une partie noire lamelleuse qui s'insère sur la crête mousse disposée antérieurement par rapport à la gouttière précitée (Voy. fig. 48). Les deux parties (1 et 3) sont formées de substance non élastique; la partie (2) incrustée de calcaire est formée de substance élastique. C'est la partie (1) seule qui est visible sur l'animal lorsque les valves sont rapprochées et qui constitue le triangle ligamentaire ci-dessus décrit; elle recouvre les deuxième et troisième parties. Aux paragraphes où seront traitées l'embryogénie, les affinités et la morphogénie des Æthéries, il sera montré comment ces trois parties correspondent aux trois parties du ligament des *Unionidæ*, et comment elles ont pu prendre la forme spéciale qu'elles affectent ici.

Chez les *Ætheria* de forme *tubifera*, le ligament offre le même aspect que chez les précédentes. Toutefois, chez l'*Ætheria Cailliaudi* Féruss, qui n'est, en réalité, autre chose qu'une variété d'*Ætheria tubifera* Sow., le ligament prend, en raison du grand développement du talon, un aspect tout spécial. Lorsque la coquille est fermée, on voit toujours le triangle ligamentaire et ses débris le long de ses anciennes positions; si l'on regarde séparément l'une des valves, on voit qu'elle est parcourue dans toute sa longueur par l'ancien ligament actuellement sans fonction. La valve fixée en effet présente, suivant une des génératrices du cylindre auquel elle peut être assimilée et à la limite de la région aplatie avec la région bombée, une sorte de traînée ligamentaire composée, ainsi que l'a constaté Reis (02), des trois bandes (deux non élastiques extrêmes, dont l'une répond à l'arête ligamentaire, et une élastique médiane) qui ont déjà été mentionnées (Voy. fig. 23, Pl. III). A l'intérieur de la valve, la première traînée se prolonge par l'éperon ligamentaire déjà décrit. Cette traînée représente les positions

successives que le ligament a occupées aux différents stades de développement de l'animal. La même disposition se répète sur la valve operculaire et les deux traînées ligamentaires se font face, réunies seulement dans la région la plus proche de l'animal, chaque partie avec son homologue.

Il m'a semblé utile, en traitant de la coquille et du ligament, de distinguer trois formes principales d'Æthéries. Au point de vue de l'anatomie des organes internes, aucune différence n'existant entre les Æthéries des différentes espèces, cette distinction n'a pas lieu d'être faite.

Muscles adducteurs. — Les muscles adducteurs, surtout l'antérieur, sont de section assez considérable (1). Cette section a généralement la forme d'un ovoïde à grosse extrémité ventrale pour le muscle postérieur; elle a au contraire la forme d'une ellipse très allongée pour le muscle antérieur, ellipse dont, dans certains cas, le grand axe serait recourbé suivant une ligne qui affecte souvent l'aspect d'une branche d'hyperbole. Les surfaces d'insertion sont généralement planes; dans certains cas elles sont convexes.

Du côté central, la coupe de ces muscles adducteurs présente, comme ceux des Chames d'ailleurs, un aspect déchiqueté persillé comme si le tissu conjonctif s'était infiltré peu à peu entre les faisceaux de fibres, cette disposition étant encore plus accusée que chez les Chames. Il semblerait que ces muscles disparaissent peu à peu du côté central. Parfois même, on voit de véritables îlots de substance musculaire détachés, et, très souvent, la section transversale du muscle antérieur ou sa surface d'insertion, ce qui revient au même, semble divisée en deux, quelquefois même en plusieurs tronçons; la division en deux du muscle adducteur antérieur est extrêmement fréquente. On la retrouvera d'ailleurs plus accusée encore dans tout un groupe de Rudistes.

(1) Cette assertion est en désaccord avec ce que dit P. Pelseneer aux pages 113 et 141 du fascicule *Mollusques* in *Traité de Zoologie* de Raph. Blanchard; d'après cet auteur le muscle adducteur antérieur des Æthéries serait très réduit et même souvent nul. Il y a donc lieu de croire que les exemplaires d'Æthéries que Pelseneer a eu entre les mains aient été exceptionnellement déformés. Il se plaint d'ailleurs dans un autre mémoire (91) de n'avoir pu étudier, faute de matériaux, l'anatomie de ces animaux.

Comme chez les Chames et comme chez les Acéphales de forme arrondie, d'une façon générale, le muscle adducteur antérieur est tout entier situé ventralement par rapport à la bouche. L'explication possible de cette disposition sera donnée au chapitre traitant de la morphogénie.

Au point de vue de la structure, chacun de ces muscles com-

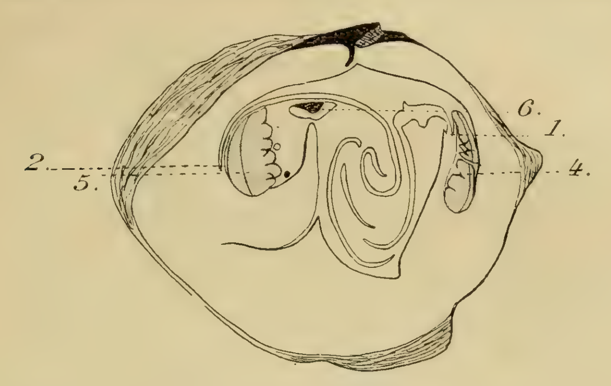


Fig. 49. — Coupe sagittale d'*Ætheria plumbea* Sow. Dans la région dorsale est le ligament avec ses parties caractéristiques. — 1, bouche ; 2, anus ; 4, muscle adducteur antérieur; 5, muscle adducteur postérieur ; 6, cœur.

prend encore, comme tous les adducteurs d'Acéphales, deux parties : l'une périphérique, qui, sur les animaux frais, doit être nacrée, l'autre centrale qui, sur les mêmes animaux, doit présenter l'aspect opaque. Ces deux parties sont macroscopiquement très distinctes, même sur les animaux mal fixés et ayant séjourné longtemps dans l'alcool faible.

La partie nacrée, beaucoup moins considérable que la partie opaque, n'en est pas séparée par du tissu conjonctif, et la ligne de démarcation de ces deux substances est une ligne courbe légèrement concave en dedans.

J'ai examiné, après dissociation dans l'acide azotique à 20 p. 100, des fibres nacrées et des fibres opaques provenant des Æthéries rapportées par MM. Chevalier et Decorse de leur mission au Chari et fixées par eux suivant les procédés courants de l'histologie. Un séjour prolongé dans l'alcool avait rendu les détails de structure de ces fibres difficiles à constater. Toutefois j'ai pu me rendre compte des faits suivants : les fibres opaques présentent la structure en mosaïque habituelle de la zone

intérieure des muscles adducteurs d'Acéphales, et les fibres nacrées sont absolument lisses.

Manteau. — Le manteau a naturellement la même forme que la surface intérieure de la coquille, puisqu'elle est le produit de la sécrétion de son bord. Il est constitué de deux lobes complètement séparés suivant leur pourtour, sauf en une toute petite région dorsale correspondant à la zone ligamentaire et au point de terminaison des branchies situé un peu ventralement par rapport au muscle adducteur postérieur (disposition des céphalothétiques de la première catégorie (*Submytilacea*).

La cavité palléale comprend donc en réalité deux grandes issues, l'une palléale ou d'entrée, antérieure et ventrale, l'autre branchiale ou de sortie, postérieure. Des deux lobes du manteau, celui qui correspond à la valve fixée est généralement le plus développé. Cela est naturel puisque cette valve fixée est généralement plus creuse que la valve libre. Dans la région cardinale où les deux lobes se rejoignent, on aperçoit le moulage en relief des éperons ligamentaires qui sont en creux sur la coquille.

Le manteau s'insère sur la coquille, suivant une impression discontinue dépourvue de sinus. Son bord libre est formé de deux lèvres, l'une extérieure, coupante et mince, l'autre intérieure, plus épaisse et garnie de petits tubercules disposés sur un seul rang. Cette disposition est tout le long du bord palléal identique à elle-même.

La musculature du manteau est très simple; elle comprend, outre les deux muscles adducteurs qui ont été décrits à part, de petits faisceaux musculaires dont l'ensemble des impressions constitue l'impression palléale. Au lieu d'être, comme chez la plupart des Lamellibranches, accolés les uns aux autres, formant une impression palléale continue, ces petits faisceaux musculaires sont séparés, et l'impression palléale discontinue. Chacun des faisceaux musculaires est constitué de deux sortes de fibres, les unes allant à la lèvre extérieure, les autres à la lèvre intérieure du manteau.

Les fibres musculaires du manteau sont lisses.

Pied. — Chez les Æthéries, le pied a complètement disparu, il n'en existe pas la moindre trace, et ce que Rang et Caillaud (34) décrivent comme tel dans leur mémoire est tout simple-

ment la bosse viscérale qui, chez ces animaux, est extrêmement proéminente.

Chez la plupart des exemplaires, j'ai observé les rétracteurs postérieurs du pied existant encore avec une grande netteté. L'ensemble de ces deux muscles a pris la forme d'un petit fais-

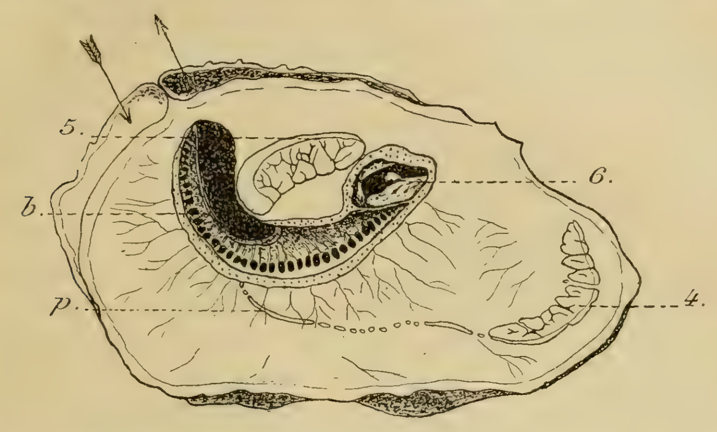


Fig. 50. — *Ætheria plumbea* Sow. extraite de ses valves. Une fenêtre a été pratiquée dans un lobe palléal pour montrer la cavité rétro-branchiale et le péricarde. — 4, muscle adducteur antérieur ; 5, muscle adducteur postérieur ; 6, cœur (ventricule et oreillettes) ; *b*, branchies (on voit le mésobranchial et les jonctions interfoliaires); *p*, impression palléale discontinue.

ceau en *y*, dont la branche solitaire dirigée en avant se perd, par de fines fibres en éventail, sur le bord postérieur de la bosse viscérale. Ses deux branches postérieures vont tantôt, rappelant ce que l'on observe chez les Chames, aborder à angle droit la face antérieure du muscle adducteur postérieur, et leurs fibres se perdent alors entre deux faisceaux, tantôt se terminer immédiatement au-dessus de ce muscle adducteur postérieur et s'insérer sur les valves. Dans certains cas les deux branches, qui représentent, l'une un rétracteur postérieur droit, l'autre un rétracteur postérieur gauche, sont égales et paraissent également musculaires. Dans d'autres cas, au contraire, celle de ces deux branches qui répond à la valve fixée est atrophiée et n'est plus représentée que par un tendon. Cette particularité m'a semblé se montrer surtout dans les gros spécimens.

C'est tout ce qui reste chez les Æthéries de l'appareil musculaire du pied.

Appareil digestif. — Ici encore, comme chez les Chames, la

bouche est entièrement située dorsalement, ainsi qu'il a été dit, par rapport au muscle adducteur antérieur.

Cette bouche a la forme d'une large fente transversale, entourée de palpes labiaux finement striés sur leurs faces d'accolement, lisses sur leurs faces externes. Leurs bords dorsaux sont sur tout leur trajet soudés au tégument, dans l'espace situé entre le manteau et la bosse viscérale.

Après un court mais très large œsophage, on pénètre dans

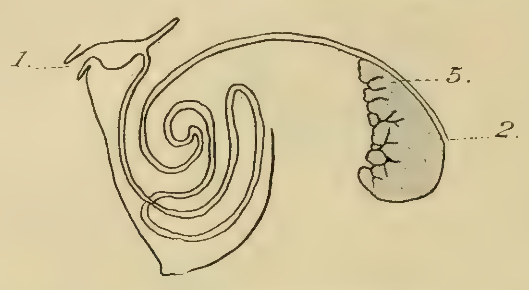


Fig. 51. — Trajet du tube digestif d'*Ætheria plumbea* Sow. l'intérieur de la bosse viscérale. — 1, bouche ; 2, anus ; 5, muscle adducteur postérieur.

un estomac spacieux et de forme irrégulière, possédant à son intérieur un certain nombre de piliers entourés à leur base ventrale d'un repli semi-lunaire. Dans cet estomac débouchent des conduits hépatiques, et, de sa face ventrale part l'intestin, dont la direction fait à peu près un angle droit avec celle de l'œsophage. Cet intestin, suivant à peu près le plan sagittal du corps, longe à une certaine distance le bord antérieur, puis la courbure ventrale et enfin le bord postérieur de la bosse viscérale. A partir d'un certain point, il se replie postérieurement et revient sur lui-même, s'insinuant entre son trajet précédent et le bord postérieur de la bosse viscérale ; lorsqu'il a atteint la base de cette dernière, il quitte brusquement le plan sagittal et s'infléchit nettement à gauche (du moins sur l'animal sur lequel je l'ai disséqué), contournant ainsi la première partie de son trajet. Après en avoir fait le demi-tour, il passe en dedans d'elle, formant une circonvolution qui lui est concentrique et toujours située dans le plan sagittal. Quelquefois, au lieu de présenter cette inflexion à gauche, il se porte directement à droite et passe en dedans

de la première partie de son trajet. Quoi qu'il en soit, que la fixation se fasse par la valve droite ou la valve gauche, le sens de ce mouvement ne m'a jamais paru renversé. Il m'a semblé toutefois que, lorsque la fixation se faisait par la valve gauche, la légère inflexion gauche n'existait pas aussi nettement accusée ; du point où nous l'avons quitté, l'intestin se replie deux fois pour se relever enfin et, quittant la masse viscérale, se diriger, par une ligne légèrement courbe, du côté de la région postérieure de l'animal. C'est le rectum, qui ne traverse pas le cœur, mais est placé dorsalement par rapport à lui ; suivant la disposition normale chez les Acéphales, ce rectum contourne en arrière le muscle adducteur postérieur et se termine par un anus placé comme le montre la figure.

L'intestin postérieur est parcouru par un typhlosolis très marqué comme chez les Unionidés (Voy. fig. 54). Il est à remarquer aussi que tout le long de son trajet, l'intestin postérieur est dévié du côté de la valve fixée (Voy. fig. 54). Il n'existe ni cæcum stomacal, ni tige cristalline.

Foie. — Le foie des Æthéries est une glande en tube, comme d'ailleurs chez tous les autres Lamellibranches, mais les cæcums y sont remarquablement distincts les uns des autres.

Cette glande est formée de lobes nettement séparés, entourant l'estomac et noyés dans la glande génitale. Elle m'a paru dans la plupart des cas un peu plus développée du côté répondant à la valve fixée.

Les canaux exsécréteurs du foie débouchent dans la région antérieure de l'estomac, comme chez la plupart des autres Lamellibranches.

Appareil respiratoire. — Les deux branchies des Æthéries sont absolument semblables et égales.

Elles sont divisées chacune en deux lames dont les externes sont toujours plus étroites que les internes. Comme celles des Chames, elles ont généralement la forme d'un S allongé dorso-ventralement, mais, comme les Æthéries sont beaucoup plus polymorphes que les Chames, l'S qu'elles forment est tantôt très accusé, d'autres fois extrêmement allongé, si allongé qu'il peut arriver qu'il ne soit même plus reconnaissable, la branchie prenant une direction à peu près antéro-

postérieure avec une légère incurvation à concavité dorsale.

Alors que chez les Chames, les branchies tendent à rompre leurs connexions avec le manteau, la masse viscérale et elles-mêmes et à flotter librement comme cela se voit chez les Avicules ou les Pinnes dans la cavité viscérale, les branchies des Æthéries ont conservé toutes leurs connexions. Leurs lames externes (feuillet réfléchi) sont intimement unies avec le lobe palléal ; leurs lames internes sont dans la région antérieure unies à la bosse viscérale et dans la région postérieure entre elles par l'intermédiaire d'une lame interbranchiale linéaire. Il résulte de ceci que chez les Æthéries le grand septum interpalléal constitué par les branchies et leurs connexions, est absolument sans autre solution de continuité que les fenêtres formées par l'entrecroisement des filaments et des jonctions interfilamentaires.

Les branchies, au lieu de débuter, comme chez la plupart des Lamellibranches, entre les palpes labiaux, débutent, comme chez les Chames un peu en arrière, mais leur disposition se différencie de celle qu'on observe chez ces dernières par ce fait que les deux lames de la même branchie débutent à peu près au même endroit et non l'externe sensiblement en arrière de l'interne.

Les branchies se terminent en arrière, au-dessous du muscle adducteur postérieur. Leur terminaison constitue la commissure palléale unique divisant l'ouverture du manteau en deux orifices, comme on l'a vu.

Enfin les branchies sont reliées au corps, d'abord par les connexions dont il a été question plus haut, ensuite par un repli ou mésobranchial très développé ressemblant beaucoup à celui des Anodontes.

Les branchies des Æthéries sont plissées, et ce caractère, qui saute pour ainsi dire aux yeux dès qu'on entr'ouvre les valves d'une Æthérie, est peut-être pour quelque chose dans l'erreur que beaucoup semblent être tentés de faire et qui est de rapprocher les Æthéries des Huîtres, d'en faire des Huîtres à deux muscles, ainsi qu'on a fait souvent des *Dimyidæ*, des *Pecten* à deux muscles. Ces plissements, très accentués dans la région postérieure de la branchie, le sont beaucoup moins dans la

région antérieure, c'est-à-dire au voisinage des palpes labiaux, où elles sont à peu près planes. Sur un exemplaire adulte d'*Ætheria plumbea* Sow., j'ai compté du côté droit, qui se trouvait être celui répondant à la valve fixée, 133 plissements sur la lame externe et 158 sur la lame interne. Ces nombres, qui d'ailleurs sont approximatifs, doivent varier suivant les individus. Aux bords libres des branchies les plissements s'interrompent; le bord libre de la lame interne seul est parcouru par une dépression en gouttière longitudinale.

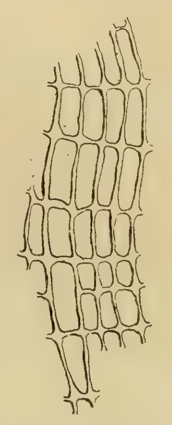


Fig. 52. — Fragment de surface branchiale (près de l'extrémité antérieure de l'organe) d'*Ætheria Caillaudi* Féruss montrant les filaments et les jonctions interfilamentaires.

Au point de vue de la structure, les branchies d'Æthéries sont sensiblement des branchies d'Anodonte, mais des branchies d'Anodonte plissées. J'ai compté sur *Ætheria plumbea* Sow les filaments que comprenait un pli du fond d'une gouttière au fond de la suivante, et, j'ai trouvé que le nombre en variait de treize à dix-huit. Les tigelles chitineuses qui les soutiennent sont plus solides et plus épaisses dans les filaments des gouttières que dans ceux des crêtes. Comme chez tous les Eulamellibranches, les filaments sont réunis les uns aux autres par des jonctions interfilamentaires qui les croisent perpendiculairement, déterminant ainsi à la surface de l'organe des fenêtres rectangulaires à grand axe perpendiculaire au grand axe de la branchie. Ces jonctions interfilamentaires sont le plus souvent dans la continuation les unes des autres de telle sorte que leur succession forme des sortes de lignes parallèles à son bord libre.

En plus de ces jonctions interfilamentaires, il existe des jonctions interfoliaires, c'est-à-dire allant, dans chaque branchie, du feuillet direct au feuillet réfléchi. Elles se présentent sous l'aspect de cloisons longitudinales (Voy. fig. 50). Ces cloisons interfoliaires sont de deux sortes : les unes, les grandes, qui parcourent toute la hauteur de l'espace interfoliaire commençant au niveau de l'axe branchial pour aller jusqu'au bord libre ; les autres, les petites, qui commencent simplement

au milieu de l'espace interfoliaire. Les premières se rencontrent tous les deux plissements et les secondes s'intercalent entre elles, de telle sorte que, si l'on fait une coupe de la branchie près de son axe, on voit que chaque chambre interfoliaire comprend deux plissements, alors qu'elle n'en comprend qu'un seul, au

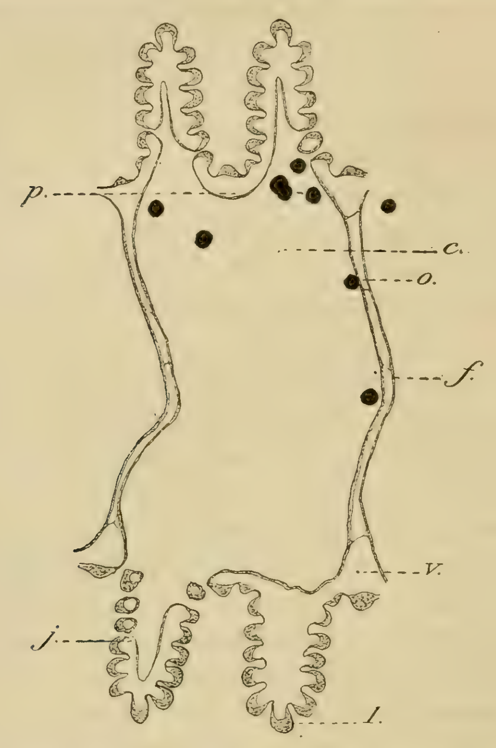


Fig. 53. — Coupe très grossie de la lame interne d'une branchie d'*Ætheria Bourguignati* Rchbr.. En bas, feuillet direct; en haut, feuillet réfléchi. — 1, filament branchial; *j.p*, jonction interfilamentaire; *f.v*, jonction interfoliaire; *c*, cavité branchiale; *o*, œuf.

contraire, si la coupe passe près du bord libre. Les cloisons interfoliaires de la lame interne sont beaucoup plus larges que celles de la lame externe, de telle sorte qu'alors que les feuillets de la première restent considérablement distants ceux de la seconde paraissent presque accolés.

Enfin, outre ces deux sortes de jonctions qui viennent d'être décrites, il en existe encore une troisième catégorie que nous pourrons appeler, comme pour les Chames, jonctions interplicaturales; ces jonctions rejoignent les fonds de deux gouttières

voisines du même feuillet. Elles sont larges et assez près les unes des autres, laissant entre elles des fenêtres arrondies. Elles sont plus accusées sur la lame interne que sur la lame externe et sur le feuillet direct que sur le feuillet réfléchi. Les branchies droite et gauche paraissent semblables.

La circulation branchiale sera étudiée à propos de l'appareil circulatoire.

Cavité générale. — Le péricarde, seul reste chez les Acéphales de la cavité générale, est assez spacieux. Il n'est pas traversé par le rectum et les figures 49 et 50 renseignent suffisamment sur sa forme. Dans sa région antérieure se trouvent les orifices bojano-péricardiques.

Système circulatoire. — 1. *Cœur.* — Chez les Æthéries, comme chez tous les autres Acéphales, le cœur est dorsal, situé au voisinage de l'extrémité dorsale du muscle adducteur postérieur. Il est logé dans un péricarde assez vaste et est formé d'un ventricule et de deux oreillettes. Le ventricule est dorsalement situé par rapport aux oreillettes qui sont situées en dessous de lui et de part et d'autre.

La paroi du ventricule est épaisse, musculeuse, et, sur les animaux que j'ai eus à ma disposition, elle était, probablement par le fait de l'immersion brusque dans l'alcool, fortement contractée, ce qui donnait à cet organe une forme sensiblement arrondie ; celle des oreillettes est au contraire mince et la cavité de chacune de ces dernières est beaucoup plus vaste que ne l'est celle du ventricule. Les deux oreillettes sont sensiblement égales. Contrairement à ce qui se passe chez l'Anodonte et l'Unio, desquels, comme on le verra plus loin, il y a lieu de rapprocher les Æthéries, le cœur n'est pas traversé par le rectum, mais se trouve situé ventralement par rapport à lui.

Le ventricule présente quatre ouvertures : deux supérieures dont l'une est antérieure et munie d'une valvule, l'autre postérieure, et qui conduisent dans les aortes antérieures et postérieures ; deux latérales inférieures, l'une droite, l'autre gauche, par lesquelles les oreillettes communiquent avec le ventricule.

Les oreillettes présentent chacune deux orifices, l'un supérieur par lequel elles communiquent avec le ventricule, l'autre

inférieur par lequel elles communiquent largement avec le grand vaisseau branchial efférent.

2. *Système artériel.* — Comme il a été dit, partent du cœur deux gros troncs vasculaires, l'aorte antérieure, qui à son origine possède une valvule et l'aorte postérieure.

L'aorte antérieure, après sa sortie du cœur qui s'effectue dans le plan sagittal, se place au-dessus du tube digestif. Elle ne tarde pas à prendre bientôt, avant même d'avoir dépassé les limites du péricarde, une direction latérale qui est tantôt droite, tantôt gauche. Puis elle donne une branche principale, l'artère viscérale, qui irrigue la masse viscérale tout entière, et les palpes labiaux; elle donne aussi auparavant les deux circumpalléales antérieures très réduites.

L'aorte postérieure sort également du cœur dans le plan sagittal, mais ne le quitte pas. Elle reste toujours et continuellement en dessous du rectum, c'est-à-dire ventralement située par rapport à lui.

Arrivée au niveau du bord dorsal du muscle adducteur postérieur, l'aorte postérieure se divise en deux branches qui suivent les arêtes des angles dièdres que fait la face postérieure du muscle adducteur postérieur avec le bord du manteau. Ces deux branches, qui sont les circumpalléales postérieures, irriguent en passant l'adducteur postérieur, le bord du manteau et, par des branches internes, le rectum ; elles se continuent en avant avec les circumpalléales antérieures.

3. *Système veineux.* — Des artères, le sang passe dans les lacunes dont la plus importante est le sinus rénal, situé en avant et en bas du muscle adducteur postérieur. L'absence du pied entraîne celle du sinus pédieux. Des lacunes, le sang est ramené, par l'intermédiaire des artères branchiales, aux branchies où il s'hématose. Les artères branchiales suivent les bords des feuillets réfléchis.

Des branchies, le sang est ramené au cœur par l'intermédiaire des vaisseaux efférents qui, suivant les mésobranchiaux, vont finalement se jeter dans la veine branchiale en communication avec l'oreillette.

Organes excréteurs. — Les organes excréteurs, ont comme chez les Unionidés, la forme de deux sacs repliés et à deux

orifices. D'une part, ils s'ouvrent par deux ouvertures situées dans la région antérieure du péricarde, seul reste de la cavité générale des Mollusques Acéphales, d'autre part dans le prolongement antéro-externe de la chambre palléale, c'est-à-dire dans l'angle que fait le méso-branchial avec la paroi de la bosse viscérale. Cet orifice est très réduit et est situé notablement en dessous et un peu en dehors de l'orifice de sortie de la glande génitale ; et par rapport à la bosse viscérale, il se trouve situé à peu près à l'union de son quart antérieur avec ses trois quarts postérieurs.

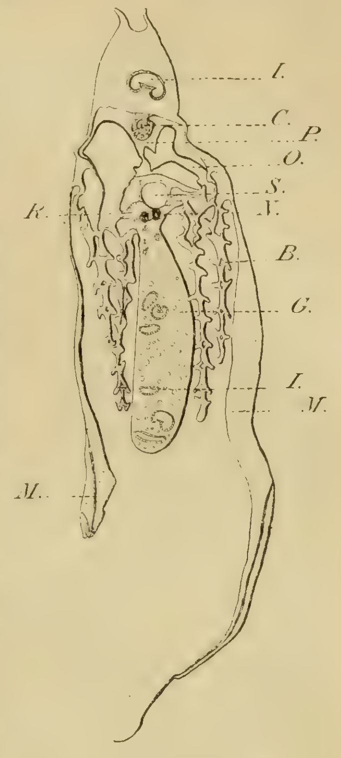


Fig. 54. — Coupe transversale d'*Ætheria plumbea* Sow. passant au niveau du cœur. — B, branchie ; C, cœur ; G, glande génitale ; I, intestin (l'intestin postérieur est muni d'un typhlosolis ; M, manteau dont le lobe correspondant à la valve fixe est le plus développé ; N, connectif cérébro-viscéral ; O, oreillette ; P, cavité péricardique ; R, organe de Bojanus ; S, sinus.

Organes génitaux. — Les sexes semblent être séparés chez les *Ætheriidæ*, bien que je ne puisse me déclarer d'une façon absolument positive sur ce point, étant donné le peu de valeur de mes matériaux pour les études histologiques. Comme chez les Unionidés, tous les interstices laissés entre les organes sont comblés par des ramifications de la glande génitale qui s'étend même jusque dans le manteau.

La glande génitale s'ouvre dans la cavité branchiale par deux très petits orifices situés à un millimètre et demi au-dessus et un peu en dedans des orifices bojaniens. Ces orifices ont la forme de fentes allongées d'avant en arrière.

Les œufs que j'ai eu la chance de pouvoir observer seront décrits à propos de l'embryogénie.

Système nerveux. — Le système nerveux comprend, comme toujours trois paires de ganglions : les deux cérébro-palléaux qui sont petits ; les deux viscéraux, plus grands, sont plus développés

et tendent à se confondre ; les deux pédieux qui sont extrêmement réduits et très rapprochés de la bouche.

De chaque ganglion cérébro-palléal partent : le nerf palléal antérieur longeant la face postérieure du muscle adducteur antérieur ; deux nerfs destinés aux palpes labiaux ; la commissure cérébrale qui passe au-dessus de la bouche ; le grand connectif cérébro-viscéral. Dans la région antérieure de l'animal, c'est-à-dire au niveau de la masse viscérale, les deux connectifs sont naturellement, et par le fait de la présence de la bosse viscérale, très distants l'un de l'autre ; à partir du moment où la masse viscérale finit en arrière, ils se rapprochent et marchent parallèlement l'un à l'autre jusqu'aux ganglions viscéraux. Le ganglion cérébro-palléal donne enfin le connectif cérébro-pédieux très fin et très court qui aboutit à un ganglion pédieux très réduit situé immédiatement en dessous de la bouche.

Chaque ganglion viscéral donne, outre le connectif cérébro-viscéral déjà décrit, un nerf branchial qui suit le bord postérieur du mésobranchial et un nerf palléal qui, suivant la face antérieure du muscle adducteur postérieur, se divise en deux branches, l'une latérale, l'autre postérieure. L'état de mes matériaux ne m'a pas permis de pousser plus loin l'étude de ces différents filets nerveux.

Embryogénie.

Il m'a été impossible de faire, faute de matériaux, l'étude des premiers stades de développement des Æthéries. Il est facile de concevoir, en effet, qu'il ne doit pas être aisé de se procurer des larves d'Æthéries, voire même de formes jeunes non fixées, et, comme on le verra par la suite, d'ailleurs, il serait malaisé, même si on en rencontrait, de savoir si l'on a réellement affaire à des Æthéries.

J'ai donc dû me borner à l'étude des stades déjà fixés.

Avant d'entreprendre cet exposé embryologique, je ne dois pas toutefois passer sous silence l'heureux hasard qui m'a mis en présence d'œufs d'Æthéries. En effet, parmi les Mollusques rapportés par la mission Chevalier, se trouvait un lot d'Æthéries (*Ætheria Bourguignati* Rchbr. et d'*Unionidæ* que compte

déterminer M. le Dr T. de Rochebrune), recueillis par le Dr Decorse, en janvier 1903, dans les Rapides du Bas-Gribingi. Les branchies de ces Æthéries et de ces *Unionidæ* étaient bourrées d'œufs qui se trouvaient sensiblement au même point de leur développement, d'ailleurs très avancé. Les œufs des Æthéries étaient d'un diamètre environ six fois plus faible que ceux des *Unionidæ* et leur surface, au lieu d'être lisse, était recouverte de rugosités assez régulières qui pourraient être comparées à de courts piquants. Chez les Æthéries comme chez les *Unionidæ* la cavité branchiale joue donc le rôle de cavité incubatrice, c'est là un point important établi.

Il est regrettable que la récolte du Dr Decorse n'ait pas été faite quelques jours plus tard, au moment précis où les larves écloses ne sont pas encore sorties de la cavité branchiale de la mère. Cela nous aurait peut-être permis d'observer des *glochidium* d'Æthéries. Il serait intéressant, en effet, de savoir si les Æthéries présentent ou non comme les *Unionidæ*, le stade *glochidium*. Leurs affinités avec ces derniers, qui seront exposées plus loin, permet en tout cas de le supposer, et la présence dûment constatée de ce *glochidium* eût constitué un fort appoint à cette manière de voir déjà si probable et qui consiste à faire des Æthéries des *Unionidæ* fixées.

La figure 53 représente une coupe d'un feuillet branchial d'*Ætheria Bourguignati* Rchbr. dont l cavité contient des œufs.

Les matériaux que j'ai utilisés pour mon étude embryogénique des Æthéries sont constitués par de jeunes Æthéries que j'ai trouvées fixées sur des coquilles d'adultes appartenant au Muséum d'Histoire naturelle. J'ai pu me procurer tous les stades, depuis celui qui n'atteint que 4 ou 5 millimètres en diamètre antéro-postérieur maximum jusqu'à la forme adulte la plus développée. Les espèces dont j'ai pu observer les formes jeunes sont les suivantes : *Ætheria plumbea* Sow. et *Ætheria Caillaudi* Féruss.

Quoique n'ayant pas eu à ma disposition d'individus non encore fixés, il m'a été possible, grâce à la netteté des stries d'accroissement, de me rendre un compte exact de la forme que ces animaux affectent avant la fixation.

Quelle que soit l'espèce envisagée, la jeune Æthérie est avant la fixation absolument semblable à une Anodonte. Comme elle, elle est nacrée, de couleur verdâtre extérieurement, franchement allongée d'avant en arrière, parfaitement symétrique par rapport à son plan sagittal, et sa charnière est dépourvue de dents ou ne possède qu'une longue dent latérale postérieure très peu accentuée, dans laquelle on pourrait peut-être voir la longue dent latérale postérieure des *Unionidæ*. Souvent à ce stade la jeune Æthérie présente une sorte de vallonnement dorso-ventral que l'on retrouve chez beaucoup d'Unionidés adultes.

C'est à peu près lorsque l'animal a 2 à 3 millimètres de long (longueur antéro-postérieure) que la fixation se produit. Au lieu d'être, comme souvent chez les Chames, uniquement antérieure, la fixation est chez les Æthéries toujours à la fois antérieure et postérieure. La figure schématique 57 permet de se rendre aisément compte de cette disposition et la figure 25 Pl. III, montrent très nettement sur une jeune *Ætheria* les limites de la zone fixée.

A partir du moment où la fixation s'est produite, l'animal commence à s'arrondir et cet arrondissement s'accomplit par l'intermédiaire d'un processus auquel j'ai donné le nom de pseudo-plicature parce que, comme on l'a vu précédemment, le bord dorsal de la coquille adulte semble s'être replié sur lui-même.

Les zones d'accroissement de la coquille que le manteau sécrète, comme on sait, dans toute la région de la valve, ne donnant pas insertion au ligament, commencent peu à peu à remonter dorsalement par rapport à ce dernier. Lorsqu'un certain nombre de couches se sont produites, il existe en arrière du ligament un véritable pli en forme d'éperon au fond duquel se trouve l'extrémité postérieure ligamentaire. Ce ligament, qui se développe, on le sait, d'avant en arrière, est donc, par le fait de cette pseudo-plicature de la coquille, limité en quelque sorte par cet obstacle dans sa croissance antéro-postérieure. Toutefois, comme il se forme toujours néanmoins de la substance ligamentaire nouvelle, il arrive que, dans quelques cas, l'extrémité postérieure du ligament parvient à contourner la plicature, et, c'est pourquoi, chez les adultes, on voit parfois la substance

ligamentaire fibreuse s'étendre sur le bord postérieur du sillon ligamentaire et même le dépasser un peu. D'autre part, les couches de substance élastique augmentent également; gênées dans leur développement antéro-postérieur, elles



Fig. 55. — I, disposition du ligament chez l'*Unio*; II, disposition du ligament chez une jeune *Ætheria Caillaudi* Féruss peu de temps après la fixation; III, disposition du ligament chez une *Ætheria Caillaudi* Féruss adulte.

repoussent d'une part en avant le bord cardinal de la coquille qui s'incurve, d'autre part en arrière le ligament fibreux dorsal qui se rompt, se détachant de son point d'origine au niveau du crochet, et on arrive ainsi à avoir la disposition représentée dans la figure 55 de la coupe du ligament chez les Æthéries adultes. Cette figure donne en effet les différents stades de développement du ligament et la constitution de l'arête ligamentaire chez les Æthéries.

Après la fixation, la coquille continue sa croissance, et, la plicature s'accentuant et se resserrant, chaque nouvelle couche tend à parfaire cette forme arrondie qu'elle n'atteint jamais complètement, en raison des obstacles nombreux qu'elle rencontre.

Chez certaines Æthéries, la croissance semble être très lente

et ne pas dépasser une certaine limite. Chez d'autres, au contraire, les formes à long talon (*Ætheria Caillaudi*, Féruss.), les couches calcaires se succèdent rapidement et, lorsque l'animal a atteint une certaine taille, ces couches calcaires concentriques cessent d'adhérer au substratum et se relèvent; il en résulte une forme en cornet, des couches calcaires venant à mesure, comme chez l'Huître, combler la partie inférieure de ce cornet; la forme connue de l'*Ætheria Caillaudi* Féruss. se constitue avec son long talon coupé de cloisons transversales, son arête ligamentaire, son ligament longitudinal et sa valve operculaire dont la partie inférieure se détruit peu à peu (Voy. Pl. III fig. 22; 23; 24).

Physiologie.

Comme pour les Chames, il m'a été impossible pour les Æthéries de me procurer des spécimens vivants et d'observer par moi-même leurs conditions d'existence. Mais, là encore, j'ai pu avoir des renseignements précis. Ils proviennent de MM. Chevalier et Decorse, qui ont pu les observer longuement au cours de leur mission en Afrique équatoriale. M. T. de Rochebrune, assistant au Muséum, et mon excellent ami le lieutenant de cavalerie Zerbini, m'ont aussi fourni des renseignements précieux à ce sujet.

Le genre *Ætheria* est exclusivement africain. On le trouve uniquement dans les grands fleuves de l'Afrique équatoriale. Il en a été recueilli, par exemple, des exemplaires dans le Nil, en amont des cataractes, dans le Sénégal, le Niger, le Congo, etc.

Les Æthéries vivent fixées par une de leurs valves, tantôt la droite, tantôt la gauche avec une égale fréquence, et dans la même espèce on trouve des individus fixés par l'une et d'autres fixés par l'autre valve; leur surface de fixation très étendue s'étend, ainsi qu'il a été dit, aussi bien antérieurement que postérieurement, au contraire de ce qui se passe chez les *Chamostrea* et la plupart des Chames fixées par leur région antérieure seulement. De la façon dont elles sont fixées résulte en grande partie, comme on le verra plus loin, la morphologie des Æthéries.

D'après ce que m'ont rapporté les différentes personnes ayant voyagé en Afrique, la forme roulée, aplatie et compacte est particulière aux rapides, aux cataractes, en somme aux endroits où les eaux sont très agitées. La forme, au contraire, épineuse, légère et souvent à long talon, rappelant les Hippurites, se trouve dans les eaux tranquilles et parfois même vaseuses ; ceci est d'ailleurs d'accord avec l'opinion de Simroth (90). Lorsqu'un fleuve à cours rapide fait une anse à un certain endroit, dans cette anse les eaux sont plus tranquilles et la vase s'y accumule ; c'est là que l'on rencontre les Æthéries à long talon formant des sortes de bouquets dont la base est souvent attachée au substratum rocheux du fond. Lorsque les eaux sont basses, on voit alors ces Æthéries enfoncées dans la vase de telle sorte que la loge contenant l'animal émerge seule à peu près au-dessus de son niveau. Lorsque les pluies violentes arrivent, entraînant une quantité de limon plus considérable que d'habitude, les Æthéries sont subitement recouvertes et périssent. Simroth (90), dans une note intéressante sur les Æthéries des chutes du Congo dit que celles qui se trouvent fixées dans les endroits où les eaux sont tranquilles, se trouvent parfois recouvertes d'une couche de limon qui empêche par son poids l'ouverture de la coquille. L'entrée et la sortie de l'eau se feraient alors, d'après cet auteur, par les épines tubulées du bord, dans lesquelles doivent pénétrer des prolongements du manteau. (Il est peut-être intéressant de rapprocher cette particularité des canaux des Rudistes).

Enfin, il est une forme d'Æthérie, l'*Ætheria Petretinii* Bgt., dont les caractères morphologiques spéciaux ont été signalés et qui présente un mode de vie également spécial. L'*Ætheria Petretinii* Bgt. a été exclusivement rencontrée dans les tuyaux de conduite en fonte de Ramlé, près le canal de Mahmoudieh, en Égypte. Sa forme spéciale est sans aucun doute en rapport avec son mode de vie tout particulier dans une eau peu agitée mais sans cesse animée d'un mouvement régulier et toujours dans le même sens.

En résumé, il semble que deux conditions d'existence soient particulières aux Æthéries : 1° la chaleur des climats tropicaux ; 2° les courants rapides et les eaux tourmentées, pour la

forme *plumbea*; les eaux tranquilles et vaseuses, pour les formes *tubifera* et sa variété *Caillaudi*; le cours régulier et continu des conduites d'eau de Ramlé, pour l'*Ætheria Petretinii* Bgt.

Affinités.

L'opinion des personnes étrangères aux sciences naturelles et auxquelles on présente une coquille d'*Ætheria plumbea* Sow., par exemple, est immédiatement que l'animal en présence duquel on les met est une Huître. Or, comme on l'a vu d'après l'exposé des caractères des Æthéries, cette opinion ne peut être soutenue. En dehors de la disparition d'un des muscles adducteurs de l'Huître, ce qui pourrait n'être en somme qu'un caractère d'adaptation, il est à noter le mode de vie (aquatique pour les Æthéries), la forme et la structure de la coquille et de la branchie qui éloignent d'une façon complète les Æthéries des Huîtres. Le seul caractère commun qu'aient ces animaux est la fixation pleurothétique qui, comme on le sait, peut se produire chez des animaux aussi différents que possible.

Considérant la fixation pleurothétique et la présence des deux muscles, Lamarck en fit des Chamidés. Comme on a pu le voir au cours de ce travail, cette opinion ne peut être soutenue.

Actuellement on s'accorde en général à faire des Æthéries des *Unionidæ*, et voici quels sont les arguments qui peuvent maintenant être fournis à l'appui de cette manière de voir. On peut les tirer à la fois de leur morphologie, de leur embryogénie et de leur physiologie; nous allons les examiner :

1° Morphologie. — α. *Coquille*. L'aspect général de la coquille est à peu près le même chez les Æthéries que chez les *Unionidæ*. On y trouve, chez les formes non roulées comme l'*Ætheria Petretinii* Bgt. ou l'*Ætheria Caillaudi* Féruss, le même épiderme verdâtre. Comme les Anodontes, les Æthéries n'ont pas de dents à leur charnière. Enfin, comme les *Unionidæ*, elles ont la coquille superbement nacrée à l'intérieur. Cet argument tiré de la présence de la nacre a une grande valeur. Les seuls Acéphales nacrés sont, en effet, avec les *Unionidæ*, qui sont des Eulamellibranches, et les *Anatinidæ*, autres Eulamellibranches qui ne peuvent avoir avec les Æthéries aucun rapport

de parenté, des Filibranches comme les Trigonies, les Anomies, les Avicules et leurs alliés, auxquels on ne peut songer lorsqu'il s'agit d'établir les rapports de parenté des Æthéries.

β. *Branchies*. Les branchies des Æthéries présentent, ainsi que les figures permettent de s'en rendre compte, les mêmes caractères généraux que celles des Unionidés. Ce sont, comme celles de ces derniers, des branchies d'Eulamellibranches. Leurs caractères particuliers consistent uniquement dans leurs plissements, que l'arrondissement peut expliquer et les jonctions interplicaturales qui en sont la conséquence. Les branchies des Æthéries, comme celles des *Unionidæ*, jouent le rôle de cavité incubatrice.

γ. *Organes génitaux*. Au point de vue sexuel, les Æthéries paraissent être dioïques comme les *Unionidæ* ; elles sont très probablement vivipares et, en tout cas, leur branchie joue, comme il a été dit, pour les produits génitaux le rôle de cavité incubatrice, caractère très spécial aux *Unionidæ*.

2° Embryogénie. — Par leur embryogénie, les Æthéries sont absolument des *Unionidæ*.

Sans revenir sur le fait très important et déjà signalé de l'incubation branchiale commune aux *Unionidæ* et aux Æthéries, je me contenterai de rappeler que la jeune coquille des Æthéries est, avant la fixation, semblable à celle des *Unionidæ*. Ce n'est qu'à partir du moment où la fixation s'est produite qu'elle perd ses caractères spéciaux (Voy. fig. 25 et 26, Pl. III).

3° Physiologie. — Au point de vue du mode d'existence, enfin, les Æthéries se rapprochent encore des *Unionidæ*. Comme eux, elles habitent exclusivement les eaux douces. Or, parmi tous les Acéphales qui habitent les eaux douces, les *Unionidæ* sont les seuls auxquels on puisse comparer les Æthéries.

En résumé, la présence de la nacre, la constitution de la branchie, l'existence fluviatile et surtout le développement embryogénique ne permettent d'élever aucun doute sur les affinités réelles des Æthéries, qui ne sont en somme que des *Unionidæ* adaptés à un genre de vie spécial.

Morphogénie.

Par la mise en action de quels facteurs cette transformation a-t-elle pu se produire, des *Unionidæ* ont-ils pu devenir des Æthéries? Supposons que, par un procédé quelconque, des *Unionidæ* semblables à ceux qui vivent dans la vase des grands lacs de l'Afrique équatoriale se soient trouvés transportés dans un des fleuves avec lesquels ils sont en relation, tels le Nil, le Niger, le Congo. Ces fleuves sont, on le sait, en certaines régions, parsemés de rapides, de chutes, de cataractes, où l'eau sans cesse renouvelée et oxygénée est particulièrement favorable à l'existence. Les *Unionidæ* qui s'arrêtent en ces régions ne tardent pas à pulluler, et comme, grâce au mouvement continuel de l'eau, la vase ne peut se déposer dans ces rapides, ils ne peuvent, comme leurs congénères des lacs, s'enfouir et prendre la position céphalothétique ; fatalement, et de par le fait de leur forme même, ils tombent sur une de leurs valves. D'autre part, l'eau en ces régions est sans cesse chauffée par les rayons du soleil tropical, et, cette élévation de température provoque, pour les animaux qui nous occupent, une surproduction de calcaire qui semble devoir aboutir, l'animal étant en pleurothétisme, à la fixation. Par le fait de la sélection naturelle, les formes solidement fixées et celles qui se trouvent placées en des points d'où le flot ne peut les entraîner, seules se perpétuent, les autres sont arrachées et périssent.

Chez les *Unionidæ* la fixation se fait par l'ensemble de la valve, simplement à cause de la forme aplatie de cette dernière, de même que chez les Chames, par exemple, la forme lithocardioïde primitive entraîne la fixation antérieure. C'est la fixation pleurothétique qui est chez les Æthéries l'origine de toutes les modifications morphologiques.

Ainsi qu'il a été dit plus haut, le pleurothétisme tend à faire disparaître la symétrie sagittale et à la remplacer par une symétrie coronale. Cette tendance s'accuse par ce fait, chez les Æthéries, que les deux valves qui, chez les Unionidés, sont semblables, deviennent ici dissemblables, l'une tendant, comme chez l'*Ætheria Caillaudi* Féruss, par exemple, à s'aplatir, à

devenir en un mot operculaire, alors que l'autre s'allonge en forme de colonne, se creuse sous l'influence indirecte du poids des organes qu'elle contient (Voy. à ce sujet Hyatt (80) et Edm. Perrier (04). En même temps le côté antérieur et le côté postérieur tendent manifestement à se ressembler, indice certain de l'établissement de la symétrie coronale. Ces modifications caractérisant la coquille se constatent aussi sur les parties molles : les deux lobes du manteau sont franchement inégaux (Voy. fig. 54).

La fixation d'autre part tend, comme on sait depuis Jackson (90) et Hæckel, à faire prendre aux organismes la forme arrondie. Or, comme chez les Æthéries la fixation est à la fois antérieure et postérieure, c'est la surface totale de l'animal qui s'arrondit et non pas seulement la région antérieure, comme chez certaines Chames et chez les *Chamostrea*.

Ce mode de fixation, ainsi que le développement antéro-postérieur du ligament, l'absence de tendance à l'enroulement que présentent tous les *Unionidæ*, déterminent le mode d'arrondissement qui est celui de la pseudo-plicature. Il a été indiqué plus haut comment se produisait cette pseudo-plicature, par l'extension postérieure et dorsale toujours croissante des zones calcaires. Il a été vu comment la formation d'une arête ligamentaire pouvait en résulter : le ligament est arrêté en arrière dans sa croissance antéro-postérieure par le fait de cette pseudo-plicature ; sa partie élastique repousse en avant le bord cardinal de la coquille qui s'incurve, en arrière la partie fibreuse dorsale qui se rompt, se détachant de son origine. Ainsi s'explique la constitution du bord cardinal des Æthéries qui, comme on sait, présente d'arrière en avant un profond sillon où s'insère l'extrémité postérieure de la partie fibreuse dorsale du ligament, une concavité où se loge le ligament élastique et une convexité légère sur laquelle s'insère la partie ventrale du ligament fibreux. Ainsi s'explique également le triangle ligamentaire dorsal, qui n'est en réalité autre chose que la partie fibreuse dorsale du ligament détachée de son origine umbonale.

A l'arrondissement se rattachent également un certain nombre de caractères particuliers aux Æthéries. C'est ainsi que

s'explique le passage du tube digestif dorsalement par rapport au cœur. Entraîné par le déplacement de l'extrémité postérieure, le tube digestif s'est peu à peu rapproché de la région cardinale tout en s'éloignant du cœur, comme cela se passe chez les Huîtres ; de même, par le fait de l'arrondissement, les branchies se sont plissées comme une collerette autour du cou, les palpes labiaux se sont accolés par leurs bords dorsaux aux parois palléales; les deux muscles adducteurs antérieur et postérieur se sont rapprochés par leurs extrémités dorsales, de telle sorte que, comme chez les Chames, le muscle rétracteur postérieur du pied se trouve souvent au niveau du milieu de l'adducteur postérieur au lieu de se trouver nettement en avant de lui. A la fixation, d'autre part, doit être rapportée la disparition du pied qui est entré en régression faute d'usage et l'absence totale de papilles siphonales qui figurent, chez les Unionidés céphalothétiques, une première ébauche de siphons.

La pseudo-plicature est également la cause enfin du rapprochement du muscle postérieur du ligament, rapprochement qui a pour conséquence la diminution de volume et d'importance de ce muscle adducteur postérieur devenant ainsi de moins en moins efficace au moment de la fermeture. De même, dans l'adducteur antérieur et pour la même raison, toute la partie dorsale tendra à disparaître faute d'usage, alors que la partie ventrale au contraire, la plus active, tendra de plus en plus à se développer. Il en résulte en quelque sorte un déplacement dorso-ventral de ce muscle le long du bord des valves. Au lieu de se trouver situé dorsalement par rapport à la bouche comme chez les autres Acéphales, il se place de plus en plus ventralement par rapport à elle ; son impression s'étend le plus possible vers la région ventrale, se divise même souvent en deux parties extrêmement nettes (Voy. fig. 56,1).

L'origine des cloisons de la valve inférieure a été expliquée au chapitre de l'embryogénie par le relèvement des couches calcaires.

CHAPITRE VI

CONSIDÉRATIONS MORPHOGÉNIQUES SUR LES FORMES FOSSILES DIMYAIRES FIXÉES EN POSITION PLEUROTHÉTIQUE.

Les notions que nous venons d'acquérir sur la morphologie et la morphogénie des formes dimyaires actuelles fixées en position pleurothétique semblent pouvoir, dans quelque mesure, éclairer sur la signification probable de certaines parties des formes fossiles également dimyaires, pleurothétiques et fixées.

Ces formes se rapportent aux familles suivantes :

Dimyidæ, *Chamidæ*, *Rudistæ*, *Chondrodontidæ*.

Dimyidæ. — Les *Dimyidæ* fossiles sont à tous points de vue semblables aux *Dimyidæ* actuels. Il en a été question plus haut ; il est donc inutile d'y revenir.

Chamidæ. — Quant aux *Chamidæ*, je comprends dans cette famille toutes les formes enroulées dont les caractères ont été donnés plus haut, c'est-à-dire, outre les *Chama*, les formes exclusivement fossiles suivantes : *Diceras*, *Heterodiceras*, *Requienia*, *Toucasia*, *Apricardia*, *Valletia*, *Gyropleura*, *Bayleia*, etc., qui constituent, à côté des *Chaminæ*, la tribu des *Diceratinæ*.

Je n'ai pas l'intention de faire une monographie de ces derniers, mais d'insister seulement sur les détails que l'étude des *Chaminæ* m'a permis de mieux comprendre, renvoyant pour le reste aux travaux si complets et si remarquables de Douvillé et à ceux de Pâquier.

Le caractère commun de toutes ces formes, caractère qu'elles partagent d'ailleurs, comme l'on sait avec les Chaminés, est l'enroulement, la division ligamentaire qu'il produit, et l'absence de la dent latérale antérieure. Leurs caractères propres

et qui permettent de distinguer les animaux de la tribu des *Diceratinæ* de celle des *Chaminæ* est, outre une ornementation toute différente, la présence constante à l'âge adulte de la dent cardinale 1 qui, comme nous l'avons vu, disparaît généralement après la fixation dans le genre *Chama* (voy. embryogénie des *Chama*).

Un autre caractère particulier de ces animaux est l'étendue du pas de leur hélice qui est généralement beaucoup moins aplatie que celle des Chames qui tend souvent à la spire. Cet enroulement beaucoup plus lâche fait que chacune des branches provenant de la bifidité du ligament, au lieu de décrire une spire ou une hélice à pas très court, décrit comme la coquille elle-même une hélice à pas très étendu. Il en résulte que l'angle formé par les deux branches divergentes du ligament est beaucoup plus ouvert qu'il ne l'est généralement chez les Chames (Voy. Pl. VIII, fig. 13).

Chez quelques formes, telles les *Requienia* et les *Toucasia*, la valve supérieure reste aplatie et le ligament y marque sa place suivant une spire.

Comme les Chames, ces animaux, au lieu d'être fixés par la région antérieure et postérieure de leur coquille, le sont seulement, ainsi que je l'ai vu d'une façon qui m'a semblé constante, par leur région antérieure. Mais, alors que chez les Chames et chez les *Chamostrea* d'ailleurs, les couches calcaires successives de la valve fixée restent d'ordinaire au contact du substratum auquel elles adhèrent, il n'en est pas toujours ainsi chez les Dicératinés. C'est ainsi que si, chez les *Gyropleura*, les choses se passent généralement de cette façon, chez les *Diceras*, les *Heterodiceras* et les *Requienia* par exemple, les couches calcaires s'écartent au bout d'un certain temps du substratum. Il en résulte qu'à partir d'un certain point la coquille s'élève en quelque sorte et la spire de la valve inférieure devient une hélice à pas très étendu ; et au lieu d'être la partie fixée seulement, c'est le contour sagittal tout entier qui tend alors à s'arrondir.

Chez les *Toucasia*, les couches successives, tout en ne restant pas fixées au substratum, y restent accolées, et c'est ce qui explique la carène et la région antérieure constamment aplatie

de ces animaux qui, par leurs autres caractères, sont si près des *Requienia*.

Chez les *Diceras* et les *Heterodiceras*, la dent 2 de la valve gauche, qui répond à la grande dent de la valve fixée des Chames, qui est, comme on sait, sur sa face postérieure creusée de petits sillons, est souvent creusée sur sa face ventrale d'un profond sillon. Elle est très longue et parfois même recourbée dorsalement. Ce sillon qu'elle présente, ainsi que son grand développement, semble devoir être en rapport avec la fixation de l'animal. Dans un autre groupe en effet, celui des Monomyaires, les Spondyles, qui par tous leurs caractères se rapprochent des Pectens et qui vivent, eux aussi, fixés en position pleurothétique, présentent deux grandes dents recourbées et munies chacune d'une encoche. Ces dents sont même tellement grandes et recourbées que souvent l'on ne peut séparer les deux valves sans briser la coquille. Les Hinnites présentent déjà une ébauche de la disposition caractéristique des Spondyles. Ce point de convergence des *Diceras* et des *Spondylidæ* était intéressant à signaler.

Au sujet de ces formes fossiles que j'ai rangées parmi les *Chamidæ* (tribu des *Diceratinæ*), il est un certain nombre de questions, dont je ne m'occuperai point, l'étude des formes actuelles ne m'ayant fourni aucun renseignement à leur sujet, c'est à savoir : le mode d'insertion du muscle adducteur postérieur qui, chez les *Diceras*, les *Requienia*, les *Toucasia*, s'insère sur un plan situé en dessous du plateau cardinal et sur une légère apophyse myophore analogue par exemple à celle des *Cucullæa* parmi les *Arcidæ* et, qui, chez les *Heterodiceras* remonte au contraire dans le plan du plateau cardinal; la fixation, qui est indifférente par l'une ou l'autre valve chez les *Diceras*, la dentition étant caractéristique de la valve droite et de la valve gauche, l'une ou l'autre pouvant être fixée, caractère qui est parfaitement réglé, au contraire, chez les autres formes de ce groupe dans lesquelles la valve fixée a toujours la même dentition comme chez les *Chama*; les canaux de la coquille des *Bayleia* analogues à ceux des Rudistes.

Les seuls caractères sur lesquels l'étude que j'ai faite des

Chaminæ m'a éclairé sont, en somme, le processus d'arrondissement et les modifications dentaires.

En me plaçant donc uniquement à ce double point de vue, il me paraît qu'on puisse dire des *Diceratinæ*, comme on l'a dit des *Chaminæ*, qu'ils proviennent d'animaux chez lesquels les crochets avaient déjà une tendance manifeste à l'enroulement en avant, comme chez les *Isocardia* par exemple, c'est-à-dire d'animaux chez lesquels le ligament se développait avec une grande rapidité et une grande intensité par rapport aux couches calcaires successives de la coquille ; chez eux comme chez les *Chaminæ*, cette tendance héréditaire à l'enroulement est accentuée par le fait de la fixation antérieure. L'arrondissement qu'elle entraîne se fait tout naturellement par enroulement, puisque la tendance naturelle est déjà l'enroulement.

La fixation antérieure semble avoir été déterminée chez les Dicératinés comme chez les Chames par la forme même de leur coquille avant la fixation qui semble avoir été aussi anisomyaire et lithocardioïde, ainsi que tend à le prouver l'absence de dent antérieure.

L'allongement du pas de l'hélice qui caractérise certaines de ces formes semble en rapport avec une croissance plus rapide du ligament par rapport aux zones calcaires que chez les Chames, et avec ce fait que les différentes couches calcaires successives, au lieu de rester toujours adhérentes au substratum comme chez les *Chama*, les *Gyropleura* et le *Chamostrea*, se redressent de plus en plus.

Bref, en résumé, les Dicératinés semblent, par tous les caractères, être très proches parents des Chaminés, et il semble que l'on puisse admettre pour les deux tribus une origine commune.

Rudistes. — Je comprends dans cette famille toutes les formes fossiles dimyaires fixées en position pleurothétique, chez lesquelles l'arrondissement semble s'être fait non par un enroulement, mais par pseudo-plicature (1). La plupart des auteurs les réunissent aux *Chamidæ* (*Chaminæ* et *Diceratinæ*) ; j'ai cru bien faire en les séparant provisoirement, et, les raisons de cette manière d'agir seront données plus loin. Elles comprennent les principales formes suivantes, toutes fossiles :

Monopleura, *Caprotina*, *Polyconites*, *Hippurites*, *Sphærulites*, *Sauvagesia*, *Bournonia*, *Radiolites*, *Biradiolites*, *Lapeirousia*, etc., qui s'étendent dans toute la hauteur du Crétacé.

Pas plus que pour les *Diceratinæ*, je n'ai l'intention de faire ici une monographie complète des Rudistes, qui contiendrait beaucoup de redites étant donnés les travaux de Douvillé auxquels je ne puis mieux faire que de renvoyer.

Ce ne sont plus les Chames actuelles qui m'ont éclairé sur l'appréciation des caractères morphologiques des Rudistes, mais bien les Æthéries, Mollusques acéphales fluviatiles devant être incontestablement rattachés aux *Unionidæ*, qui sont par conséquent très loin des Rudistes au point de vue des affinités, mais qui présentent des caractères de convergence si remarquables avec eux qu'on ne peut guère hésiter et par analogie à conclure des unes aux autres.

Les caractères communs des Rudistes sont nombreux. Au premier chef est la présence d'une arête ligamentaire qui disparaît chez les formes les plus évoluées, de canaux plus ou moins développés dans le test dans les formes les plus spécialisées, de deux dents cardinales à la valve libre et d'une seule à la valve fixée, et enfin d'une particularité sur laquelle on n'a pas insisté encore et dont l'importance est cependant considérable et qui est à savoir le fait que la fixation semble se faire, non comme chez la plupart des Chames, les Diceras et les Chamostrées, par la région antérieure d'une des valves, mais par l'ensemble de la valve comme chez les Æthéries ; ajoutons-y encore cette forme spéciale de la coquille dont la valve supérieure est aplatie operculiforme et dont la valve inférieure très allongée, munie de cloisons transversales, prend la forme d'un cylindre droit.

Les caractères de convergence que les Æthéries ont avec les Rudistes sont les suivants : d'abord l'arête ligamentaire que les Æthéries possèdent, quoique à un degré moindre, comme les Rudistes; la forme des valves dont la supérieure prend la

(1) Chez certaines formes, comme le *Plagioptychus*, par exemple, il est parfois difficile de se rendre compte si l'arrondissement s'est accompli par enroulement ou par pseudo-plicature. L'étude des Dimyaires fixés en pleurothétisme n'ayant pu me renseigner à leur sujet, je ne m'en occuperai pas ici.

forme aplatie d'un opercule et l'inférieure s'allongeant présente de nombreuses cloisons transversales; la réduction du muscle adducteur postérieur et l'allongement ainsi que la division en deux parties du muscle adducteur antérieur ébauchée chez les Æthéries et qui atteint chez les Sphærulites une si grande netteté (Voy. fig. 56); enfin la fixation par la totalité de la surface d'une valve. Les Æthéries ne possédant ni canaux du test, ni dents à la charnière, il ne sera donc question à propos des Rudistes ni des uns ni des autres (1).

Le mode d'existence des Rudistes est très comparable à celui que nous constatons chez les Æthéries; si les uns vivaient jadis sur les récifs battus par les flots des mers chaudes crétacées, les autres vivent actuellement dans les rapides des fleuves de l'Afrique équatoriale. Il n'est donc pas étonnant, étant donnée l'identité des conditions d'existence, que les uns et les autres aient pris des caractères communs. Les Æthéries proviennent incontestablement, ainsi qu'il a été prouvé au cours de ce travail, d'*Unionidæ* aplatis bilatéralement et de formes telles qu'abandonnés à eux-mêmes ils reposent toujours sur une de leurs valves et de telle façon que leur plan sagittal soit horizontal; c'est ce qui explique que pour elles la fixation se fasse par l'ensemble d'une des valves. Il est vraisemblable que les Rudistes, chez lesquels la fixation semble se faire également par l'ensemble d'une des valves, proviennent aussi de formes aplaties bilatéralement à crochets droits, à ligament allongé rectiligne d'avant en arrière, et se rattachant peut-être aux *Cardiidæ*. C'est ce mode spécial de fixation qui semble avoir amené, par un processus qui a été déjà exposé, chez les uns comme chez les autres, la formation de l'arête ligamentaire (conséquence de l'arrondissement) dont l'évolution a été étudiée chez les Æthéries. A son début chez les Caprotines, elle atteint son complet développement chez les Sphærulites, entre en régression chez les Radiolites et les Biradiolites où l'arrondissement est à peu près géométriquement parfait.

La disparition de l'arête ligamentaire, due à l'arrondissement de plus en plus parfait du contour sagittal, amène comme

(1) Il y aurait peut-être cependant lieu de rapprocher des canaux des Rudistes la particularité signalée par Simroth (90) et dont il a déjà été question.

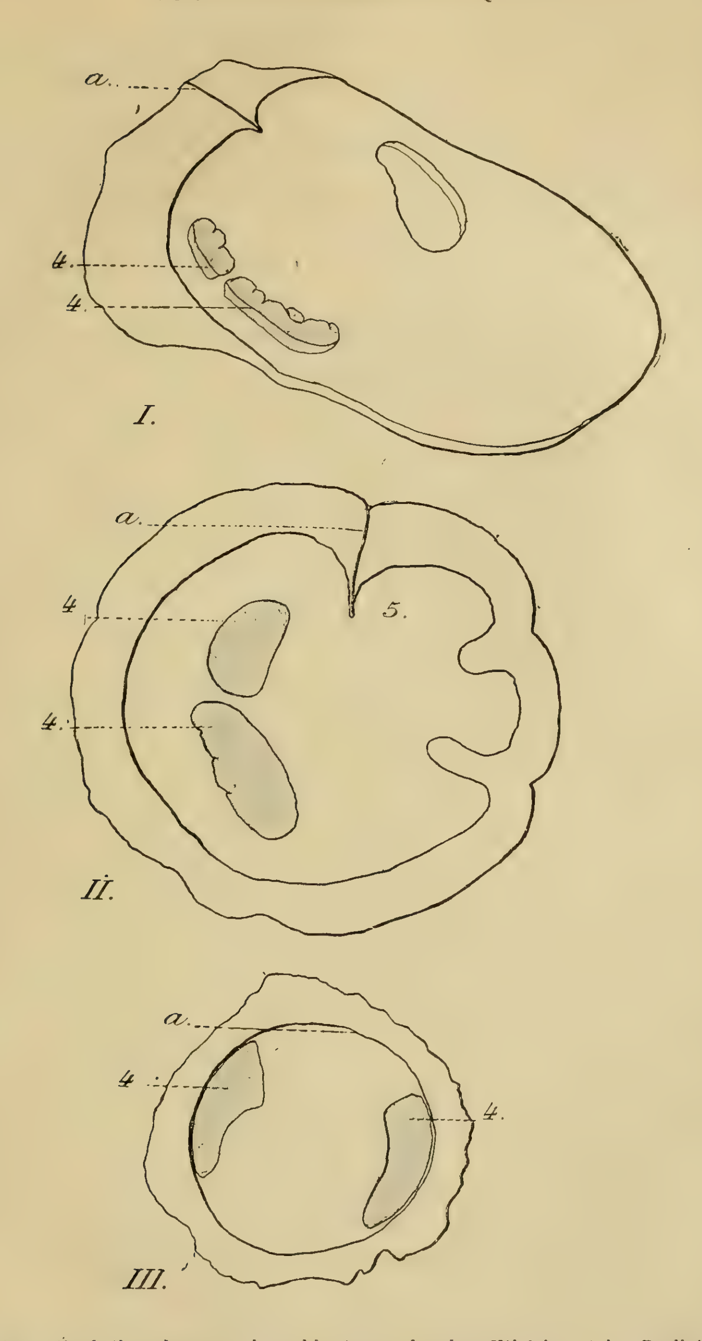


Fig. 56. — Évolution des muscles adducteurs chez les Æthéries et les Rudistes. — I, *Ætheria plumbea* Sow. ; II, *Sphærulites radiosus* Desm. : III, *Biradiolites cornupastaris* d'Orb.; *a*, arête ligamentaire ou sa place; 4, muscle adducteur antérieur; 5, place du muscle adducteur postérieur.

conséquence nécessaire celle du ligament déjà réduit chez les Æthéries. La valve supérieure est alors un véritable opercule qui, au moment de l'ouverture, n'est plus mû d'un mouvement angulaire, mais bien d'un mouvement parallèle à lui-même.

La formation de l'arête ligamentaire rapproche, chez les Rudistes comme chez les Æthéries, le muscle adducteur postérieur du point de rotation de la valve et, à mesure que ce muscle s'en rapproche, son action tendant à devenir de moins en moins efficace, il entre en régression. Déjà légèrement réduit chez les Æthéries, il diminue encore chez les Sphœrulites où il est souvent difficile de trouver une trace évidente de ses impressions, à quelque valve que ce soit. Il me semble donc, et je me permets d'insister tout spécialement sur cette opinion à laquelle l'étude des Æthéries m'a conduit, qu'à partir des *Sphœrulites radiosus* Desm. le muscle adducteur postérieur doit être extrêmement réduit. En même temps que, chez les Æthéries, le muscle adducteur postérieur, se rapprochant du point de rotation, tend, en raison de son inutilité croissante, à disparaître, le muscle adducteur antérieur, au contraire, tend, par un mécanisme déjà expliqué, à se répartir, en quelque sorte, de chaque côté de ce point de rotation et à remplacer fonctionnellement l'adducteur postérieur disparu. Déjà, chez l'Æthérie, on le voit allonger son impression, écarter en quelque sorte ses fibres, contourner le bord antérieur de la valve et, chez beaucoup d'individus, il est nettement divisé en deux parties. Chez le Sphœrulites, la même division de ce muscle s'observe ; ses deux parties sont plus étendues que chez l'Æthérie, et la partie la plus ventrale atteint et dépasse même souvent de son bord distal la ligne médiane dorso-ventrale. Chez l'*Hippurites cornu vaccinum* Goldf., le muscle antérieur est déjà en face de l'arête ligamentaire. Chez les *Radiolites* et les *Biradiolites*, ne peut-on admettre que sa partie la plus ventrale, s'écartant de sa congénère, ait atteint le bord postérieur de la coquille, de telle sorte que les deux parties du muscle adducteur antérieur se trouvent réparties de part et d'autre de l'arête.

Suivant donc cette conception naturellement explicable, à laquelle les faits observés chez les Æthéries semblent donner quelque fondement, les *Sphœrulites* posséderaient un muscle

adducteur postérieur très réduit, et les deux muscles des *Radiolites* et des *Biradiolites* seraient non un adducteur antérieur et un adducteur postérieur, comme le veulent les auteurs, mais un adducteur antérieur dédoublé.

On conçoit combien cette manière de voir, donnée sous toutes réserves, doit changer, si des faits ultérieurement constatés la confirment, l'idée que l'on doit se faire de l'orientation du Rudiste à l'intérieur de sa coquille.

Myochamidæ et Chamostreidæ. — Les familles des *Myochamidæ* et des *Chamostreidæ* ne présentent pas de formes fossiles; il n'y a pas lieu d'y insister ici.

Chondrodontidæ. — Ces formes exclusivement fossiles n'ayant rien d'analogue dans la nature actuelle, il n'en sera pas question.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

(*Relatives à la deuxième partie*) (1).

1° Les Mollusques Acéphales qui, dans les conditions ordinaires de leur existence, sont orientés de telle sorte que leur plan sagittal (bucco-ventro-ano-dorsal) soit parallèle au plan sur lequel ils reposent, sont dits pleurothétiques, par opposition avec ceux dont le même plan sagittal est perpendiculaire au plan sur lequel ils reposent et qui sont dits euthétiques.

2° Il peut exister des formes pleurothétiques dans tous les groupes, parmi les Dimyaires comme parmi les Monomyaires.

3° Les Acéphales pleurothétiques peuvent être libres comme la *Pandora* et le *Pecten maximus* Linn. ou fixés comme les Rudistes et les Huîtres.

4° Les Acéphales dimyaires fixés en position pleurothétique sont les suivants :

1. **Dimyidæ** ;
2. **Chamidæ** ;
3. **Myochamidæ** ;
4. **Chamostreidæ** ;
5. **Ætheriidæ** (à l'exclusion de *Mulleria*, qui est une forme monomyaire) ;
6. Rudistæ ;
7. Chondrodontidæ.

(Les groupes ayant des représentants actuels sont en caractères gras.)

5° Les affinités de ces différents groupes sont les suivantes :

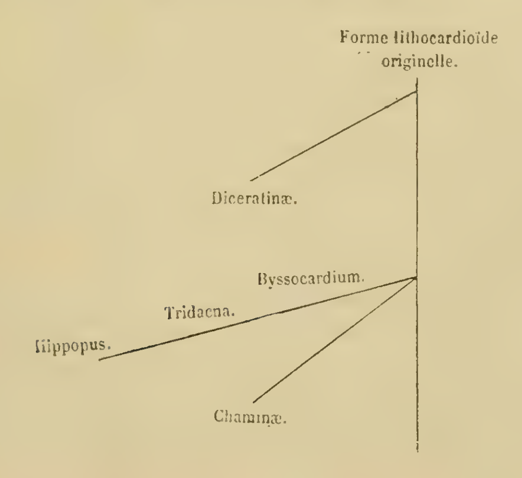
1) *Dimyidæ*. — Les *Dimyidæ* sont incontestablement des

(1) Ainsi qu'il a été dit, la première partie ne comporte pas de conclusions spéciales, étant elle-même un ensemble de conclusions et un résumé. — De plus, désirant donner à ces conclusions un caractère exclusivement général, je n'y rappellerai pas les faits positifs morphologiques, embryogéniques ou physiologiques établis au cours de ce mémoire.

Arcidæ (dimyaires, filibranches, dents de la charnière rappelant chez les *Dimyodon* et les jeunes *Dimya* celles des *Pectunculus*. Ligament rappelant probablement celui des *Limopsis*. Lobes du manteau libres comme chez tous les *Arcidæ*).

2) *Chamidæ*. — Les *Chamidæ* (*Chaminæ* et *Diceratinæ*) sont très probablement des *Cardiidæ* (Eulamellibranches, trois ouvertures palléales dont deux courts siphons chez les Chames comme chez les *Cardium*. Dentition des jeunes Chames rappelant sensiblement celle de *Cardium* adultes, chez lesquels la dent latérale antérieure aurait disparu (*Lithocardium*)]. Une forme originelle lithocardioïde, semble avoir donné deux branches divergentes : l'une qui, à la fin du Jurassique, aurait donné le phylum des *Diceratinæ* par la conservation de la dent cardinale 1, l'autre qui, à la fin du Crétacé, aurait donné, par la suppression de cette même dent cardinale 1, le phylum des *Chamidæ*. Par beaucoup de caractères fondamentaux, les *Chamidæ* se rapprochent des *Tridacnidæ* (branchies, dentition, ligament, ouverture palléale, ornement de la coquille) qui proviennent aussi vraisemblablement d'une forme lithocardioïde. Je ne serais donc pas éloigné de croire que les *Chamidæ* et les *Tridacnidæ*, qui sont aussi voisines des *Cardium*, aient une origine commune : les uns se seraient adaptés à la fixation pleurothétique, les autres à la fixation euthétique et byssale.

Le tableau suivant rend compte des relations familiales possibles de ces différents groupes d'animaux.



3 et 4) *Myochamidæ et Chamostreidæ.* — Ces deux familles sont incontestablement des *Anatinidæ.* (Persistance des siphons surtout chez les *Myochama;* eulamellibranches avec forme spéciale de la branchie; quatre ouvertures palléales comme chez les *Anatinidæ;* nacre; lithodesme.)

5) *Ætheriidæ.* — Les *Ætheriidæ* sont incontestablement des *Unionidæ.* (Existence fluviatile; nacre; épiderme verdâtre; constitution du ligament; structure de la branchie qui, comme chez les *Unionidæ*, joue le rôle de cavité incubatrice; deux ouvertures palléales seulement comme chez les *Unionidæ;* forme des individus jeunes qui sont en tous points des Anodontes de taille réduite.)

6) *Rudistæ.* — Semblent devoir être considérés comme des *Cardiidæ* (??) ayant avec les Chames et les *Diceras* des rapports de parenté simplement collatéraux; ne dérivent très probablement pas, comme chez les Diceras, les Chames et les Tridacnes, d'une forme lithocardioïde, mais bien au contraire d'une forme nettement équilatérale et homomyaire à crochets droits et à ligament rectiligue. L'ignorance dans laquelle on est de l'organisation anatomique et des formes jeunes de ces animaux ne permet pas de se prononcer catégoriquement sur leurs affinités.

7) *Chondrodontidæ.* — Les *Chondrodontidæ* se rattacheraient, d'après Douvillé, aux *Pinnidæ.*

6° Au point de vue éthologique, les conditions d'existence des formes Acéphales dimyaires fixées en position pleurothétique peuvent se résumer ainsi : eaux agitées et très chaudes.

7° La fixation pleurothétique peut en effet, chez eux, s'expliquer de la manière suivante : supposons ces animaux qui, tous, proviennent d'organismes euthétiques, se trouvant placés sur un fond dénudé par les flots et par conséquent dépourvu de vase ou de sable; ils ne pourront s'y enfoncer et, par le fait même de leur forme, tomberont et reposeront sur une de leurs valves. C'est le pleurothétisme.

Supposons en outre qu'ils se trouvent, ce qui est généralement le cas, dans des eaux très chaudes où la sécrétion du calcaire est abondante, ils ne tarderont pas à se fixer, et, puisqu'ils sont déjà en pleurothétisme, la fixation sera pleurothétique. Par le fait de la sélection naturelle, les formes les moins

solidement fixées disparaîtront, et se constitueront ainsi les formes pleurothétiques fixées.

L'agitation et la haute température de l'eau semblent donc être les facteurs de la fixation pleurothétique.

8° La fixation pleurothétique peut se faire, tantôt par une valve, tantôt par l'autre. Dans certains genres, la fixation se fait toujours par la même valve ; dans d'autres, elle se fait indifféremment par l'une ou l'autre valve. C'est le cas des Æthé-

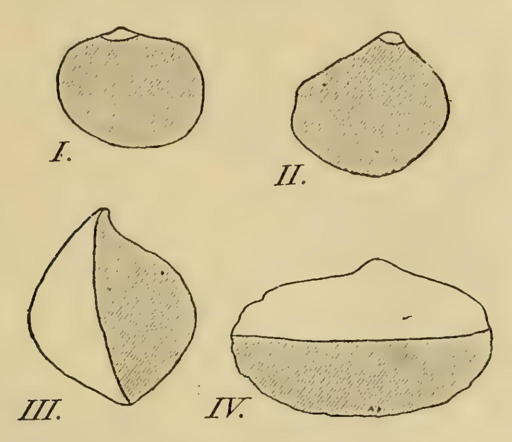


Fig. 57. — Schéma indiquant le mode de fixation en pleurothétisme des différents types d'Acéphales dimyaires. — I, *Dimyidæ*, fixation totale ; II, *Myochamidæ*, fixation totale ; III, *Chamidæ*, fixation antérieure ; IV, *Ætheriidæ*, fixation totale. La zone fixée est indiquée par des hachures.

ries où, dans la même espèce, certains individus sont fixés par une valve et d'autres par l'autre. En tout cas, sauf chez les Diceras, la valve fixée, qu'elle soit droite ou gauche, a toujours des caractères qui lui sont propres et il en est de même de la valve libre.

9° La fixation se fait soit par l'ensemble d'une des valves (*Myochama*, Æthéries, Rudistes, certaines Chames, et dans ce dernier cas elle est tout à fait spéciale), soit par la région antérieure seulement d'une des valves (*Dimya*, *Chamostrea*, la plupart des *Chamidæ*).

10° Le mode de fixation totale ou antérieure est déterminé par la nature du substratum et la forme de la valve qui se fixe. Lorsque la valve est lithocardioïde et le substratum plan, la fixation est antérieure (*Chama iostoma* Conr. *Chama Ruppellii*

Reeve, *Chamostrea*]. Lorsque, la valve étant lithocardioïde, le substratum est hérissé d'irrégularités (polypiers), la fixation peut être totale *Chama Brassica* Reeve. Lorsque la valve est à peu près plane, quelle que soit le substratum, la fixation est toujours totale (Æthéries, Rudistes, *Myochama*, *Dimya*).

11° Les modifications dues au pleurothétisme (caractères de convergence) consistent surtout en la substitution d'une symétrie coronale à la symétrie sagittale.

Les deux valves droite et gauche, ainsi que les lobes du manteau, tendent à devenir de plus en plus dissemblables, l'inférieure prenant, par le fait de l'action indirecte du poids des organes, la forme d'une coupe creuse et la supérieure celle d'un opercule. En même temps, les côtés antérieurs et postérieurs de la coquille tendent à se ressembler.

12° Les modifications dues à la fixation (caractères de convergence) sont l'arrondissement, la perte du pied et la rétrogradation des siphons, vestiges de l'adaptation céphalothétique ancienne (*Myochama* et *Chamostrea*).

13° L'arrondissement peut s'accomplir suivant trois procédés, directement (*Dimyidæ*, *Myochamidæ*), indirectement, et alors il peut se faire par enroulement (*Chamidæ*, *Chamostreidæ*) ou pseudo-plicature (*Ætheriidæ*, Rudistes).

14° L'arrondissement direct semble être en rapport avec un ligament primitivement réduit, des crochets droits et une coquille sensiblement symétrique par rapport à une ligne dorso-ventrale partant du crochet.

15° L'arrondissement par enroulement semble en rapport avec une coquille ayant déjà une tendance marquée à l'enroulement en avant des crochets et par conséquent avec un ligament curviligne.

16° L'arrondissement par pseudo-plicature semble en rapport avec une coquille à ligament longitudinal antéro-postérieur et droit.

17° De plus, la fixation totale semble favoriser l'arrondissement direct et l'arrondissement par pseudo-plicature, alors qu'au contraire la fixation antérieure semble favoriser l'arrondissement par enroulement.

18° L'arrondissement entraîne les modifications suivantes

(caractères de convergence) : rapprochement des extrémités dorsales des deux muscles adducteurs ; diminution, chez les formes à arête ligamentaire, du muscle adducteur postérieur, qui semble finir par disparaître, et augmentation parallèle du muscle adducteur antérieur qui tend à s'éloigner de l'arête ligamentaire (position ventrale par rapport au tube digestif chez l'ensemble des Dimyaires fixés et pleurothétiques), à faire en somme, en suivant le bord ventral, le tour de la coquille, à se répartir enfin de chaque côté de l'arête ligamentaire (Radiolites) ; plissement de la branchie (Æthéries) et sa libération des parties avoisinantes (Chames) ; accolement des palpes labiaux aux lobes palléaux ; éloignement du rectum du cœur ; (chez la forme très évoluée des Æthéries, le rectum passe dorsalement par rapport au cœur).

19° Dans le cas de pseudo-plicature chez les Æthéries, le ligament, arrêté dans sa croissance antéro-postérieure, augmente d'épaisseur dorso-ventralement, et, sous la pression de la substance élastique, la couche fibreuse dorsale éclate.

20° Chez les Æthéries, l'arête ligamentaire est la conséquence de l'arrondissement par pseudo-plicature. Elle caractérise les formes chez lesquelles l'arrondissement s'obtient par ce processus.

21° Chez les Æthéries, l'arête ligamentaire est occupée par l'extrémité postérieure de la substance fibreuse dorsale du ligament.

22° Chez les Acéphales fixées en pleurothétisme, lorsqu'au bout d'un certain temps les zones calcaires cessent d'être adhérentes au substratum, la valve inférieure se développe en longueur (Æthéries, Hippurites) et chaque zone calcaire y détermine une cloison transversale [*camerated structure* de Jackson (90)].

23° Dans la régression du pied et de sa musculature, ce sont les muscles adducteurs postérieurs qui persistent le plus longtemps (Chames, Æthéries).

24° En résumé, les caractères communs des formes Acéphales dimyaires, fixées en position pleurothétique sont les suivants : symétrie coronale substituée à la symétrie sagittale ancienne (pleurothétisme), forme arrondie (fixation), réduction des appareils siphoniens et pédieux.

25° Les *Dicératinæ* fossiles, qui, au point de vue familial, semblent très près des *Chaminæ*, semblent également avoir une morphogénie semblable à la leur.

26° Les Rudistes, au contraire, qui ne semblent pas pouvoir provenir, directement du moins, des Dicératinés, mais constituer plutôt une branche divergente ayant avec ces derniers des ancêtres communs, paraissent avoir une morphogénie vraisemblablement très analogue à celle des *Ætheriidæ* actuelles. Comme elles, ils se fixent le plus souvent par l'ensemble d'une de leurs valves, s'arrondissent par pseudo-plicature et semblent présenter la même régression du muscle adducteur postérieur, accompagnant le même développement progressif de l'adducteur antérieur.

LISTE DES PRINCIPAUX OUVRAGES CITÉS ET CONSULTÉS

66. Adams, List of Land and Freshwater shells coll. by E. Bartlett in the. Upper Amazons. *Proc. Zool. Soc.*, 1866.
57. Adamson, Histoire naturelle du Sénégal, 1757.
03. Anthony, Org. et morphogénie des Tridacnidés. *C. R. Acad. Sc.*, 1903.
04. Id., Org. et morphogénie des Æthéridés. *C. R. Acad. Sc.*, 1904.
04. Id., L'acquis. de la forme arrondie chez les Moll. Acéph. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 1904.
05. Id., La constitution de l'arête ligamentaire. *C. R. Acad. des Sc.*, 1905.
04. Id., Forme et struct. des muscles add. des Moll. acéph. *Bull. Soc. philomathique.*
79. T. Barrois, Anatomie du pied des Lamellibranches. *Bull. scient. du dép. du Nord*, 1879.
85. Id., Les glandes du pied et les pores aquifères des Lamellibranches. *Th. doct. sc.*
95. F. Bernard, Première note sur le développement de la coquille chez les Lamellibranches. *Bull. Soc. géol.*
96. Id., Deuxième note sur le développement de la coquille chez les Lamellibranches (Taxodontes). *Bull. Soc. géol.*
96. Id., Troisième note sur le développement de la coquille chez les Lamellibranches (Anisomyaires). *Bull. Soc. géol.*
97. Id., Quatrième et dernière note sur le développement de la coquille chez les Lamell. *Bull. Soc. géol.*
96. Id., Études comparatives sur la coquille des Lamellibranches. *Journ. de Conchyl.*
95. Id., Sur le développement de la coquille des Lamell. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 1895.
97. Id., Sur la signification morphologique des dents de la charnière chez les Lamellibranches. *C. R. Acad. sc. Paris*, t. CXXV, p. 48-51.
97. Id., Sur la coquille embryonnaire prodissoconque des Lamellibranches. *C. R. Acad. sc. Paris*, t. CXXIV, p. 1165-1168.
97. Id., Sur quelques coquilles de Lamellibranches de l'île Stewart. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 1897.
98. Id., Recherches ontogéniques et morphologiques sur la coquille des Lamellibranches. *Ann. sc. nat. Zool.* (8), t. VIII.
95. Id., Traité de Paléontologie.
02. Billups, Adaptation of Mollusks to changed conditions. Nautilus, vol. XVI, p. 112-114, 193.
99. Borisjack (en russe), Introduction à l'étude des Pelecyp. fossiles (embryogénie, anatomie comparée, influence des conditions d'existence,

classification naturelle). *Phyl. Verh. min. Ges.* Saint-Pétersbourg, vol. XXXVII, p. 1-144.

01. Böhm, Ueber die Fauna der Per. Schich. *Zs. D. Geol. Ges.*, 1901 (Dimyodon angulatus, *nov. spec.*).

77. Bonnet, Der Bau und die Circul. der Acephal. *Morphol. Jahrb.*, 1877.

24. Blainville, *Dict. des sc. natur.*, article Mollusque.

25. Id., Manuel de Malac. et de Conchyl.

80. Bourguignat, Description de plusieurs Æth. nouvelles. Matériaux pour servir à l'histoire des Mollusques acéphales du système Européen, 1880.

51. Blanchard, Organisation du règne animal. Mollusques acéphales.

62. Bronn, Die klass. und Ordnung, *der Weichthiere* (Mollusca).

26. Caillaud, Voyage à Meroë, vol. II (Ætheria), 1826.

02. Carazzi, Contributo all. istol. e all fis. dei Lamell. *Int. Mon. f. Anat. und Phys.*, 1902.

92. Cossmann, Catalogue illustré des fossiles éocènes des environs de Paris, fasc. I, Bruxelles.

78. Coutance, De l'énergie et de la structure musculaire chez les Mollusques acéphales. Baillière, Paris.

00. Cuvier, Anatomie comparée, 1800.

92. Dautzenberg, Description d'une nouvelle espèce du genre Chama des côtes océaniques de France. *Bull. Soc. Sc. nat. O. de France*, et *Journ. conchyl.*, vol. XLI.

89. Dall, On the hinge of Pelecyp. *Amer. Journ. Sc.*

95. Id., A new classif. of the Pelecyp. *Trans. Wagn. free Inst. sc. Philadelphie*, vol. III.

01. Id., The morphol. of the hinge Teeth of Bivalves. *Amer. Natural.*, XXXV, p. 175-182, 1901.

89. Id., Report on the Moll. *Bull. Mus. Comp. zoolog.*, XII.

95. Delage, Une nouvelle science : la Biomécanique. *Rev. gén. des sciences*, 1895.

90. Douvillé, Étude sur les Rudistes (1re part.). *Mém. Soc. géol.* (Paléontologie), vol. I.

91. Id., Étude sur les Rudistes (2e part.) *Mém. Soc. géol.* (Paléontologie), vol. II.

93. Id., Étude sur les Rudistes (3e part.). *Mém. Soc. géol.* (Paléontologie), vol. III.

94. Id., Étude sur les Rudistes (4e part.) *Mém. Soc. géol.* (Paléontologie), vol. IV.

95. Id., Étude sur les Rudistes (5e part.). *Mém. Soc. géol.* (Paléontologie), vol. V.

97. Id., Étude sur les Rudistes (6e part.) *Mém. Soc. géol.* (Paléontologie), vol. VII.

87. Id., Sur quelques formes peu connues de la famille des Chamidés. *Bull. Soc. géol.*, 3e série, t. X.

88. Id., Études sur les Caprines. *Bull. Soc. géol.*, 3e série, t. XVI.

87. Id., Essai sur la morphologie des Rudistes. *Bull. Soc. géol.*, 3e série, t. XIV.

02. Id., Sur le genre Chondrodonta. *Bull. Soc. géol.*

98. Id., Essai de classification phyl. des Lamellibranches. *C. R. Acad. des Sc.*, 1898.

91. Id., Caract. nat. des Sauvagesia. *Bull. Soc. géol.*

96. Id., Obs. sur la charnière des Lamell. hétérodontes. *Bull. Soc. géol.*

2. Id., Classification des Radiolites. *Bull. Soc. géol.*, 4e série, t. II, p. 461-477.

0. Id., Sur un nouveau genre de Radiolites. *Id.*, p. 478-482.

02. Downing, Variation in the posit. of the add. muscles of Anodonta grandis. *Amer. Natur.*
99. Drew, Yoldia limatula. *Mém. Biol. Lab. J. Hopkin's Univ.*, IV, 3.
99. Id., Some observations on the habits, anatomy and embryology of members of the Protobranchia. *Anat. Anz.*, Bd XV, 1899.
01. Id., The life hist. of Nucula delphinodonta. *Q. J. M. Sc.*, 1901.
02. Id., The circul. syst. of Lamell. *Sc. N. S.*, vol. XVI.
53. Deshayes, Obs. sur les anim. de quelques genres de Mollusques acéphales. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, XXI.
36. Id., Article *Conchifera* in *Todd's Cyclop. of Anat.*, vol. I, 1836.
50. Id., Traité élémentaire de Conchyliologie.
48. Id., Mollusques de l'Algérie, 1848.
00. Drew, Locomotion in Solenomya and its relatives. *Anat. Anz.*, Bd XVII, n° 15.
23. Ferussac, Notice sur les Æthéries trouvées dans le Nil par M. Caillaud. *Mém. de la Soc. d'Hist. nat. de Paris*, t. I.
83. Fischer (P.), Manuel de Conchyl. et de Paléont. conchyl. Savy, Paris.
80. Id., Note sur le genre Coralia. *Journ. Conchyl.*
89. François, corresp. publiée dans les *Arch. zool. expér.*
01. Fritel, Les Chamacés, leur rôle comme organismes constructeurs à l'époque secondaire. *Le Naturaliste*, ann. 23, 1901.
41. Garner, On the Anatom. of the Lamell. Conch. *Trans. of the Zool. Soc. London*, vol. II.
77. Id., Malacal. notes. *Ann. and Magaz. Nat. Hist.*, sér. 4, t. XIX, 1877.
96. Garstang (W.), The morphology of Mollusca. *Sc. Progr.*, vol. V.
04. Giard, Controverses transformistes.
97. Griffin, Adapt of the shell of Placunomia to that of Saxidomus. With remark on Shell adapt. in general. *Trans. N. Y. Acad. Sc.*, vol. XVI, p. 77-81.
88. Grobben, Die Pericardial druse des Lamell. *Arle Zool. Inst. Wiens.*, 1888.
98. Grobben (H.), Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Tridacniden (Exped. S. M. Schiff. Pola in das Rothe Meer). *Deutsch. k. Ak. d. Wiss. Wien, math. nat. Cl.*, Bd LXV, 1898.
01. Id., Zur Kenntniss der an und Morph. Meleagrina. *Anz. kais. Akad. Wiss.* Wien, 1901.
53. Hancock, On the animal of Myochama anomioïdes. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, ser. 2, t. XI.
53. Id., On the animal of Chamostrea albida. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, ser. 2, t. XI.
96. Hyatt, Terminol. proposed for Descript. of the shell in Pelecypoda. *Proc. Americ. Assoc. adv. Sc.*, 44th Meet, p. 145-148.
80. Id, Transf. of Plarnobis at Steinheim with Rem. on the eff grav upon the form of the shell *Proceed Americ. Ass. Adv. Sc.*, vol. 29, 1882.
88. Jackson, The Dev. of the Oyster. *Proc. of the Boston Nat. Hist. Soc.*, vol. XXIII.
90. Id. (A. T.), Phyl. of the Pelecyp. The Aviculidæ and their allies. *Mem. Bost. Soc. nat. Hist.*, vol. IV.
91. Id., The Méchanichal origin of struct. in Pelec. *Americ. Natur.*, vol. XXV.
00. Johnstone, On the Cardium and Life history of the comm Cockle with on App on the Lancashire Cockle fish. Rep. 1899. Lancashire sea Fish, p. 34-117. *Trans. Liverpool biol. Soc.*, vol. XIV, 178-216, 1900.
99. Jolyet et Sellier. Contrib. à l'étude de la Phys. comp. de la Contr. muscul. chez les Invertébrés. Th. du labor. d'Arcachon.

90. Kellog (J.-L.), A contribution to our knowleedge of the Morphol. of Lamell. Moll. *Bull. U. S. Fish. comm.*, vol. X.
36. Lamarck, Histoire naturelle des animaux sans vertèbres.
54. H. de Lacaze-Duthiers, Mém. sur l'organis. de l'Anomie. *Ann. Sc. nat. Zool.*, t. II, 4e série.
03. Id., Morphol. de Tridacna elongata et Hippopus. *Arch. Zool. expérim. et gén.*, 1903.
55. Id., Mém. sur l'org. des Bojanus des Acéph. *Ann. Sc. nat.*
54. Id., Rech. sur les org. gén. des Acéphales. *Ann. Sc. nat. Zool.*, série 4, t. II.
83. R. Lankester, Encycl. Brit. Mollusca, 9e éd., vol. 16.
03. Lameere, Évolution des Mollusques. *Ann. Soc. roy. Zool. et Malac.* Belgique, 1903.
00. Lang, Lehrbuch der Vergl. Anat. (Mollusques).
57. J.-D. Macdonald, On the Anatomy of Tridacna. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, sér. 2, t. XX. Analysé in *Royal Society*, 18 juin.
90. Ménégaux, Rech. sur la circul. des Lamell. marins. *Thèse doct. sc.* Besançon.
81. Mitsukuri, Struct. and signif. of some aberrant forms of Lamell. Gills. *Quart. J. Min. Sc.*, t. XXI.
56. Moricand, Description de quelques nouvelles espèces de coquilles du Pérou. *J. de Conchyl.*, 2e série, t. I.
56. Morse, On the relat. of Anomia. *Proc. Bost. Soc. Nat. Hist.*, vol. XIV.
65. Moerch, Sur les classifications modernes des Mollusques. *J. de Conchyl.*, t. XIII.
85. Muller, Ueber die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. *Zool. Beit. von A. Schneider*, Bd I.
95. Munier-Chalmas, Note préliminaire sur le développement de la charnière des Acéphales. *Bull. Soc. géol.*
95. Id., 2e Note préliminaire sur la charnière des Moll. Acéphales. *Bull. Soc. géol.*
82. Id., Sur le genre Byssocardium. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 1882, vol. X.
83. Neumayr, Zur Morph. des Bivalvenschlosses. *Sitz. d. k. Acad. Wien*, Bd LXXXVIII.
91. Id., Beitr. zu einer Morphol. Einth. des Bivalven. *Deuts. der kais. Acad. Wissensch. Wien*, t. LVIII.
02. Noetling, Beiträge zur Morphol. der Pelecypodes. *Neu Jahrb. f. Mikr. Geol. und Paleont.*, 1902.
99. Id., Notes on the Morphol. of Pelecypodes. *Paleontol. Ind*, vol. I.
02. Id., Beitr. zur Morphol. des Pelecypodenschlosses. *Neu Jahrb. Min. geol. Pal. Berl.*, Bd XIII, p. 140-184.
49. D'Orbigny, Dict. d'Histoire naturelle.
43. Id., Sur la st. normale des Moll. Bivalves. *C. R. Acad. Sc.*, t. XVI.
01. Paquier, Sur les relat. du gr. inv. avec le gr. normal chez les Chaminés. *Bull. Soc. Géol.*, 1901.
98. Id., Sur les Rudistes urgoniens de Bulgarie, de Suisse et de France. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4e série, t. I, p. 286.
97. Id., Sur quelques Dicératinés nouveaux du Tithonique. *Bull. Soc. géol. Fr.*, t. XXV.
95. Id., Note préliminaire sur quelques Chamidés nouveaux de l'Urgonien. *Extr. des C. R. des séances de la Soc. géol. de France*, n° 5, p. 49.
96. Id., Sur quelques Rudistes nouveaux de l'Urgonien. *C. R. Acad. des Sc. Paris*, 1896.
77. R. H. Peck, The minute struct. of the Gills of Lamell. Mollusca. *Quart. Journ. Min. Sc.*, vol. XVII.

94. Pelseneer (P.), Introduction à l'étude des Mollusques. Bruxelles, *Mém. de la Soc. roy. malac. de Belgique*, t. XXVII.
97. Id., Les Mollusques. *Traité de Zoologie* de Blanchard.
88. Id., Report on the anatomy of the deepsea Mollusca. *Challenger*, 1888.
89. Id., Sur la classification phyl. des Pélecypodes. *Bull. sc. N. Fr. et Belg.*, t. XX, 3e série.
91. Id., Contribution à l'étude des Lamellibranches. *Arch. de Biol.*, t. XI.
93. Id., Sur la forme des variétés chez la Moule comestible. *Soc. malac. Belgical*, t. XXII, 1893.
99. Id., Recherches sur les Mollusques archaïques (Mémoire couronné). *Acad. Sc. de Belgique*, LVII, n° 3, 1899.
03. Id., Classification des Lamellibranches d'après les branchies. *Ann. Soc. roy. zool. et malac. Belgique*, 1903, t. XXXVIII.
00. Philippi, Beitr. sur Morph. und Phyl. de Lamell. *Zeit. D. géol. ges.*, 1900.
99. Paravicini. Ass. filog. in Moll. *Milana*, 1899.
-- Piéri, Recherches physiol. sur Tapes decussata. *Thèse doct. Sc. Paris.*
95. Plate, Bemerk. über die Phyl. and die Ents. der asym. der Moll. *Zool. Jahrb. Abth f. Anat. und Ontog.*
91. Poli, Testacea utr. Siciliæ corumque historia et Anatomia, Bd III, 1791.
02. E. Perrier et Ch. Gravier, La tachygénèse. *Ann. Sc. nat.*, 8e série, t. XVI.
03. Id., Sur les causes phys. qui ont déterminé la constitution du type Mollusque. *C. R. Acad. des Sc. Paris.*
03. Id., Traité de Zoologie.
04. Id., Les forces physiques et l'hérédité dans la production des types organiques. *Rev. Scientif.*
42. Pouchet, Recherches sur l'anatomie et la physiologie des Mollusques. Rouen.
37. Pusch, Pol. Palœont. Stuttgardt.
32. Quoy et Gaimard, Voyage de découverte de l' « Astrolabe », t. II.
35. Rang, Mémoire sur quelques Acéphales d'eau douce du Sénégal. *Nouv. Ann. Mus.*, t. III.
34. Rang et Caillaud, Mémoires sur le genre Æthérie. *Nouv. Ann. Mus.*, 3e série, vol. III.
02. Reis, Das Ligament des Bivalvien. Iahresheft Ver. f. Vaterl. Naturkunden in Wurtemberg, 58 Jahrb, 1902. Analysé in *Zool. Centralbl.*, 9 septembre 1902.
64. Lowell Reeve, Conch. Iconica.
02. Ridewood, On the structure on the Gills of the Lamellibranch. *Trans. R. Soc. London*, 1902, vol. LXX, p. 499-500.
04. De Rochebrune, Observations sur le genre Bartlettia. *Bull. Mus. Hist. nat.* Paris, 1904.
50. Rouault, Description de fossiles du terrain éocène des environs de Pau. *Mém. Soc. géol.*, 2e série, t. III (Dimyidæ).
82. Rydder, On the mode of fixat. offry of the Oyster. *Bull. U. S. Fish.*, vol. II.
98. E. Smith, Note on a large sp. of Hippopus. and on a large sp. of Tridacna gigas. *Proced. Mal. soc.*
99. Sowerby, Descript. of Tridacna obesa. *Proc. Mal. Soc.*
77. Sabatier, Anatomie de la Moule commune. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 6e série, VI, t. V.
65. Schaneffer, Ueber Æth. Novagr. *Sitz. d. Ges. Dresden*, 1865.
03. Sassi, Zur Anat. von Anomia ephippium. *Arb. Zool. Inst. Wien*, t. XV, p. 81-96.
93. Saville Kent, The great Barrier Reef of Australia.
90. Simroth, Ueber einig. Æth. des Congofallen. *Zool. anzeig.*, p. 662.

90. Simroth, Ueber die Morph. Bed. der Wei. *Samml gem. Verh.* Hambourg, 1890.
88. Sharp, Rem. on the Phyl. of Lamell. *Proced. Acad. Nat. Sc. Philad.*, 1888.
98. Smith, Description of Mulleria Dalyi from India. *Proc. malac. Soc. London*, vol. III, p. 14-16.
98. Stempell, Beitr. zur Kentn. der Nuculidæ. *Zool. Jahrb. Fauna Chilensis.*
92. Thiele (J.), Zur Phylog. des Byssus app. des Lamell. *Verh. Deuts. Zool. Ges. 2 Jahr. zu Berlin.*
92. Id., Beitr. zur kentn. d. Mollusk. *Zeit. Wiss.*, 2-62.
03. Id., Die syst. der solenog. und die Phylog. d. Moll. *Zeit. Wiss*, 2-72. Bd. p. 249, 1903.
01. Toucas, Sur l'évolution des Hippurites. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4e série, I, p. 154-155.
72. Tryon, Catal. of the family of Chamidæ. *Proc. Acad. Nat. sc. Phil.*, vol. VII, 1872.
82. Tournouer, Sur une nouvelle espèce de coquille des marnes de Gaos (Byssocardium). *Bull. Soc. géol. Fr.*, vol. X.
65. Vaillant, Rech. sur la fam. des Tridacnidæ. *Ann. Sc. nat. zool.*, t. IV.
96. Verril, The Moll. Archet. consideredas a Veliger like form. *Ann. J. Sc.*, 1896.
04. F. Vlès, Locomotion de la Nucule. *Bull. de la Soc. de zool.*, 1904.
87. J. Wilson, On the dev. of the common mussel (Mytilus edulis) 5. *Ann. Rep. of the Fish Board for Scotland, Edimburg.*
96. Woodward, On a proposed classif. of the Pelecyp. *Nat. Sc.*, vol. VIII, p. 239-247. On Dall's classification.
98. Id., On the Anatomy of Mulleria Dalyi. *Proc. malac. Soc. London*, vol. V, p. 87-91.
56. Id., A Manual of the Mollusca, 1856.
55. Id., Descript. of Cert. gen. of Conchifera. *Ann. of Nat. Hist.*, vol. XVI, 1855.
00. Id., Notes in Tapes Pullastra. *J. Conchyl.*, IX, p. 365, 1900.
87. Zittel, Handbuch der Paläont. (Mollusca und Arthropoda). München und Leipzig).
66. Zittel, Die Bivalven der Gosaugeb. *Denk d. K. K. Akad. Wiss. Wien.* Bd. XXV.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE VII

Fig. 1. — *Pecten maximus* Linn. muni de l'aiguille inscriptrice et prêt à inscrire son mouvement d'ouverture. (Station physiologique du Collège de France.)
Fig. 2. — *Mytilus edulis* Linn. de la zone supérieure (Pentrez).
Fig. 3. — *Dreyssensia polymorpha* Bened. réunies en bouquet provenant de la Seine. (Collections de Malacologie du Muséum d'Histoire Naturelle.)
Fig. 4. — *Mytilus edulis* Linn. type de vase. (Embouchure de la rivière du Faou.)
Fig. 5. — *Mytilus edulis* Linn. type de roche, zone supérieure (Pentrez).
Fig. 6. — *Dreyssensia polymorpha* Bened. type isolé. (Bassin de Gentilly.)
Fig. 7. — *Dreyssensia polymorpha* Bened. type aggloméré provenant du bloc représenté dans la figure 3.

PLANCHE VIII

Fig. 8. — *Chama brassica* Reeve valve fixée montrant les dents dela charnière. (Golfe de Tadjourah. — Mission Ch. Gravier. — Collections de Malacologie du Muséum d'Histoire Naturelle.)
Fig. 9. — *Chama brassica* Reeve valve libre montrant les dents de la charnière. (Golfe de Tadjourah. — Mission Ch. Gravier. — Collections de Malacologie du Muséum d'Histoire Naturelle.)
Fig. 10. — *Diceras* valve fixée montrant les dents de la charnière. (Collections de Paléontologie de l'École des Mines.)
Fig. 11. — *Diceras* valve libre montrant les dents de la charnière. (Collections de Paléontologie de l'École des Mines.)
Fig. 12. — *Heterodiceras* fixé sur un polypier. (Collections de Paléontologie de l'École des Mines.)
Fig. 13. — *Diceras* vue postérieure des deux valves montrant la division du ligament et l'enroulement des crochets. (Collections de Paléontologie de l'École des Mines).
Fig. 14. — *Myochama anomioïdes* Stutch. fixée sur la valve d'un autre Acéphale. (Collections de Malacologie du Muséum d'Histoire Naturelle.)
Fig. 15. — Vue intérieure d'une valve de *Myochama anomioïdes* Stutch. (Collections de Malacologie du Muséum d'Histoire Naturelle.)
Fig. 16. — *Chamostrea albida* Lmck. valve fixée montrant les dents de la charnière. (Collections de Paléontologie de l'École des Mines.)
Fig. 17. — *Chamostrea albida* Lmck. valve libre montrant les dents de la charnière et le lithodesme. (Collections de Paléontologie de l'École des Mines.)

Fig. 18. — *Ætheria plumbea* Sow. valve fixée, vue intérieure, montrant les impressions musculaires, le ligament et son arête. (Collections de Malacologie du Muséum d'Histoire Naturelle.)

Fig. 19. — *Ætheria plumbea* Sow. valve libre, vue intérieure. (Collections de Malacologie du Muséum d'Histoire Naturelle.)

PLANCHE IX

Fig. 20. — *Ætheria Petretinii* Bgt. valve fixée, vue extérieure montrant la surface de fixation. (Collections de Malacologie du Muséum d'Histoire Naturelle.)

Fig. 21. — *Ætheria Petretinii* Bgt. valve libre, vue extérieure montrant la régularité de la forme générale. (Collections de Malacologie du Muséum d'Histoire Naturelle.)

Fig. 22. — *Ætheria Caillaudi* Féruss. valve fixée, face ventrale montrant les stries d'accroissement. (Collections de Malacologie du Muséum d'Histoire Naturelle.)

Fig. 23. — *Ætheria Caillaudi* Féruss. valve fixée, face lunulaire montrant les cloisons transversales, la loge terminale, le ligament longitudinal et ses trois bandes. (Collections de Malacologie du Muséum d'Histoire Naturelle.)

Fig. 24. — *Ætheria Caillaudi* Féruss. valve libre, face lunulaire montrant l'aplatissement de la valve, l'arête ligamentaire et la réduction du talon. (Collections de Malacologie du Muséum d'Histoire Naturelle.)

Fig. 25. — *Ætheria Caillaudi* Féruss. Forme jeune peu de temps après la fixation. Valve fixée, vue extérieure destinée à montrer l'étendue et la disposition de la surface de fixation, les limites et la forme anodontoïde de la coquille non fixée. (Collections d'Anatomie comparée du Muséum d'Histoire Naturelle.)

Fig. 26. — *Ætheria Caillaudi* Féruss. Forme jeune peu de temps après la fixation. Valve libre, vue extérieure. (Collections d'Anatomie comparée du Muséum d'Histoire Naturelle.)

Fig. 27. — *Bartlettia stefanensis* Mor. valve fixée, vue intérieure destinée à montrer la forme du ligament et la réduction de la partie antérieure. (Collections de M. Ph. Dautzenberg.)

Fig. 28. — *Mulleria lobata* Féruss. valve fixée, vue intérieure, destinée à montrer la forme du ligament et la réduction ad ultimum de la région antérieure. (Collections de Malacologie du Muséum d'Histoire Naturelle.)

CORRIGENDA

Aux pages 214 et 215, au lieu de *pullaster,* lire *pullastra.*

A la page 232, au lieu d'*Arca obliqua,* lire *Arca obliquata.*

Aux pages 301, 302, 304, au lieu de *Chama iostoma* Reeve, lire *Chama iostoma* Conr.

Aux pages 378, 379, 380, au lieu de *Sphærulites,* lire *Hippurites.*

A la Planche IX, intervertir les chiffres 25 et 26.

TABLE DES MATIÈRES

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

BOTANIQUE. — Développement comparé des muscinées et des cryptogames vasculaires.

GÉOLOGIE. — Morphologie des rudistes.

Vu et approuvé : Paris, le 10 Mai 1905.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

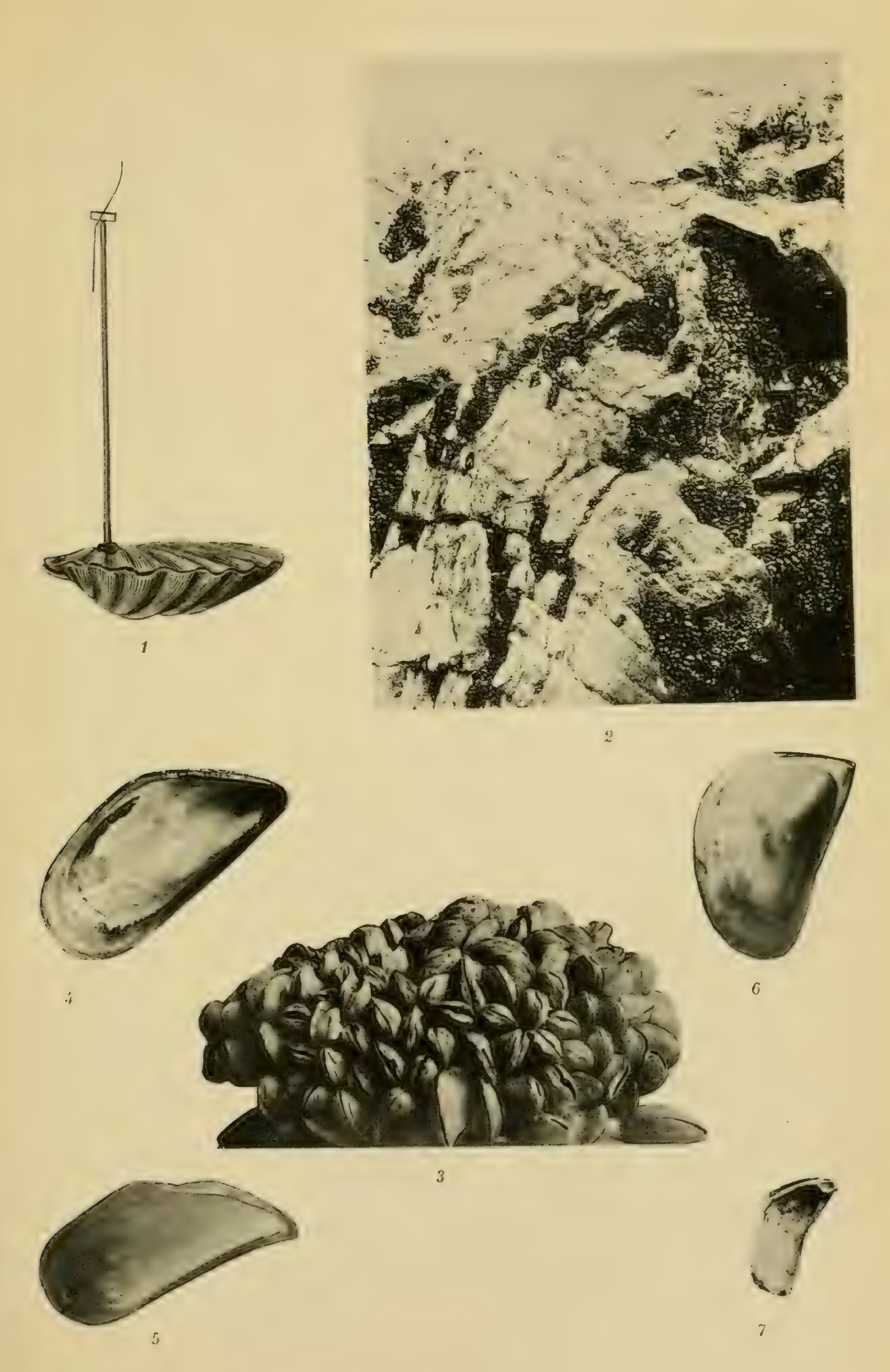
Paul APPELL.

Vu et permis d'imprimer :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

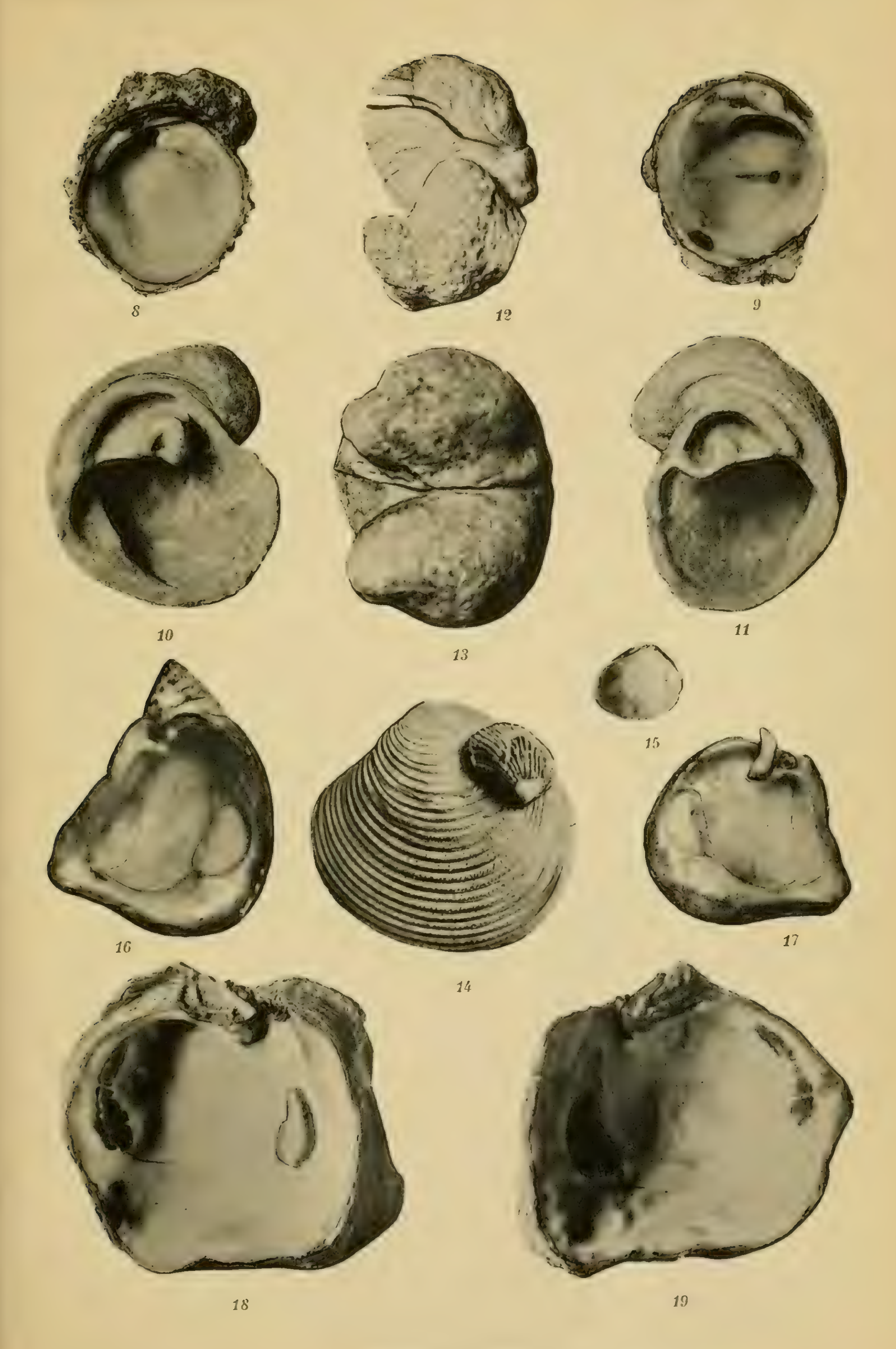
L. LIARD.

Corbeil. — Imp. Ed. Crété.



Masson et Cie, Editeurs

Phototypie Berthaud, Paris



Masson et Cie, Editeurs

Phototypie Berthaud, Paris

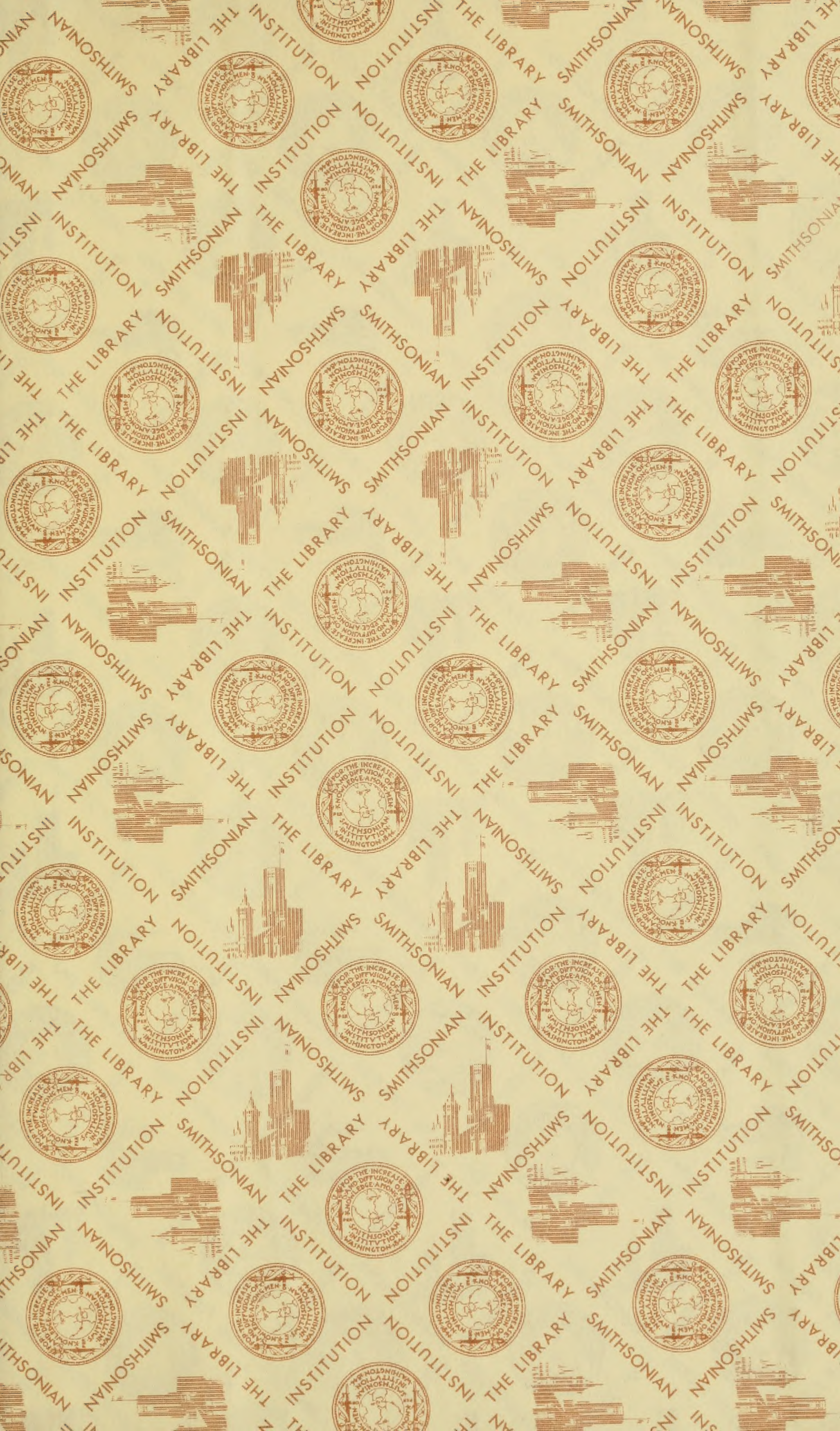


Masson et Cie, Editeurs

Phototypie Berthaud, Paris

4049-02. — Corbeil. Imprimerie Éd. Crété.


THE LIBRARY
SMITHSONIAN
INSTITUTION
FOR THE INCREASE AND DIFFUSION OF KNOWLEDGE AMONG MEN
SMITHSONIAN INSTITUTION
WASHINGTON 1846


THE LIBRARY
SMITHSONIAN
INSTITUTION
FOR THE INCREASE AND DIFFUSION OF KNOWLEDGE AMONG MEN
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON 1846